

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

FONDÉES PAR

HENRI de LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
PROFESSEUR A LA SORBONNE
DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

ET

E.-G. RACOVITZA
DOCTEUR ÈS SCIENCES
SOUS-DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

CINQUIÈME SÉRIE

TOME NEUVIÈME

PARIS
LIBRAIRIE ALBERT SCHULZ
3, PLACE DE LA SORBONNE, 3

1911-1912

TABLE DES MATIÈRES

du tome neuvième de la cinquième série

(733 pages, XXII planches, 52 figures)

Notes et Revue

(3 numéros, LXIV pages, 20 figures)

Voir la Table spéciale des matières à la page LXIV

Fascicule 1

(Paru le 20 Décembre 1911)

A. DEHORNE. — Recherches sur la division de la cellule. — II. Homéotypie et Hétérotypie chez les Annélides polychètes et les Trématodes (avec 7 fig. dans le texte et pl. I à XIV)............. 1

Fascicule 2

(Paru le 5 Décembre 1911)

E. SIMON. — Araneæ et Opiliones (3e série) **Biospeologica** XXIII (avec 4 fig. dans le texte).. 177

Fascicule 3

(Paru le 20 Janvier 1912)

A. JUILLET. — Recherches anatomiques, embryologiques, histologiques et comparatives sur le poumon des Oiseaux (avec 18 fig. dans le texte et pl. XV à XX)................................ 207

Fascicule 4

(Paru le 20 Février 1912)

S. MÉTALNIKOW. — Contributions à l'étude de la digestion intracellulaire chez les Protozoaires (avec 3 fig. dans le texte et pl. XXI et XXII)... 373

Fascicule 5

(Paru le 10 Mars 1912)

R. JEANNEL et E.-G. RACOVITZA. — Énumération des grottes visitées 1909-1911 (4e série). **Biospeologica** XXIV................ 501

INDEX ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES................................. 669

Fontenay-aux-Roses. — Imp. L. BELLENAND. — 20.561

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Professeur à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

5e Série T. IX. NOTES ET REVUE 1912. N° 1.

I

LA REPRODUCTION SEXUÉE CHEZ LES COCCIDIES MONOSPORÉES DU GENRE *PFEIFFERINELLA*

(Note préliminaire)

par L. Léger et A. Ch. Hollande

Le genre *Pfeifferinella* a été crée en 1904 par Th. von Wasielewski[1] pour une Coccidie du foie des Planorbes (*Planorbis cornua* L.), dont l'ookyste mûr est représenté par une seule spore octozoïque ovoïde.

Th. v. Wasielewski a décrit brièvement la spore et les schizontes de cette espèce qu'il a désignée sous le nom de *P. ellipsoïdes* Was., mais il n'a pas réussi à suivre le processus sexué aboutissant à la formation de la spore durable. Il indique seulement qu'il a vu certains schizontes donnant des éléments beaucoup plus petits (3 à 4 μ)

[1] Th. von Wasielewski. Studien und Mikrophotogramme zur Kenntnis der pathogenen Protozoen (*Leipzig*, 1904).

que les autres, mais il ne peut affirmer qu'il s'agisse de microgamètes. En cela sa prudence est tout à fait justifiée car nous montrerons plus loin que les microgamètes de cette espèce sont beaucoup plus petits que la taille qu'il indique ici et qu'ils diffèrent complètement des schizozoïtes par leur forme et leur développement.

L'étude de cette espèce que nous avons retrouvée chez les Planorbes et celle d'une autre espèce appartenant au même genre, que nous avons découverte chez les Limaces, nous permettent aujourd'hui de faire connaître avec quelques détails la sexualité chez ces Coccidies monosporées qui présentent à ce point de vue des particularités remarquables.

Le matériel le plus riche nous a été fourni par la *Pfeifferinella* qui vit dans le foie de *Limax marginatus* Drap. des environs de Grenoble et à laquelle nous donnerons le nom de *Pfeifferinella impudica* n. sp.

Comme dans *Pfeifferinella ellipsoïdes* Was., l'ookyste est ici représenté par une spore ou sporocyste unique, ovoïde, de 20 μ × 10 μ en moyenne, et montrant au pôle atténué — que nous appelons le pôle antérieur — un petit épaississement en calotte (fig. 7). La spore, à paroi épaisse, renferme à maturité 8 sporozoïtes hyalins situés du côté du pôle antérieur, l'extrémité opposée étant occupée par une boule de reliquat granuleux.

Schizogonie. — Les schizontes se développent dans les cellules hépatiques de la Limace. Leur noyau se multiplie par divisions successives au cours de la croissance, et lorsqu'ils ont atteint en moyenne 30 μ, ils se divisent en nombreux schizozoïtes. Ceux-ci sont en forme de lancette avec un rostre mobile déjeté latéralement et relié à l'extrémité antérieure du corps par une lame de protoplasma mince, ayant l'apparence d'un rudiment de membrane ondulante (fig. 1) dans laquelle l'Hématoxyline ferrique décèle un axe colorable aboutissant à une tache sidérophile située en avant du noyau. Les schizozoïtes montrent ainsi une structure et une morphologie qui rappellent beaucoup celles de certains Flagellés endoparasites, notamment les *Crithidia* des Insectes.

Le noyau du schizozoïte est allongé suivant le grand axe de l'élément, sa paroi est indistincte et il possède un karyosome à chacune de ses extrémités avec de fins grains de chromatine au centre.

Ces schizozoïtes peuvent donner de nouvelles générations de schizontes, ou bien au terme de la multiplication agame, ils évoluent les uns en macrogamètes, les autres en microgamétocytes.

Macrogamètes. — Ceux qui vont évoluer en macrogamètes, c'est-à-dire les schizozoïtes femelles, se font de bonne heure remarquer par leur aspect trapu, leur rostre relativement court, et leur noyau riche en grains chromatiques avec le plus souvent un seul karyosome situé à l'un des pôles. Ils pénètrent dans les cellules hépatiques, et grossissent en prenant une forme ovoïde allongée à pôles légèrement aplatis (fig. 2). Puis la croissance continue, s'exerçant surtout dans le sens transversal et le jeune macrogamète se montre bientôt largement ovoïde avec un pôle souvent plus étroit correspondant au pôle rostral; en même temps, dans le cytoplasme commencent à apparaître des grains de réserve. Le noyau a considérablement grossi, mais sa membrane est toujours difficilement décelable; à son intérieur le karyosome s'allonge d'abord en boudin, puis se découpe en karyosomes filles de taille variée. Un certain nombre de ceux-ci sont alors expulsés sous la forme de petites masses chromatiques dans le cytoplasme pendant que les grains de réserve deviennent de plus en plus abondants. Lorsque le macrogamète a atteint une taille moyenne de 10 à 15 μ, les phénomènes préparatoires à la fécondation commencent à se manifester.

Tout d'abord apparaît une formation inconnue jusqu'ici chez les Coccidies et même chez tous les Protozoaires. C'est un véritable organe copulatoire femelle, vagin ou mieux tube vaginal destiné à conduire le microgamète de la cavité hépatique jusqu'à la Coccidie femelle intracellulaire. Ce tube dont la paroi très mince, hyaline est colorable par l'éosine ou l'orange, se développe au pôle antirostral du macrogamète, c'est-à-dire au pôle élargi tourné vers la surface libre de la cellule. Il traverse le plateau de la cellule infestée et vient faire saillie dans la lumière hépatique (fig. 3 et 4). Il nous a paru se former à la surface de la Coccidie aux dépens d'un petit anneau chromatique (fig. 2) dérivant d'un des grains expulsés par le noyau, cet anneau s'élève et s'allonge peu à peu en un tube hyalin qui franchit la surface cellulaire libre pour venir déboucher dans la lumière hépatique dans l'attente du microgamète (fig. 3 et 4).

Pendant que se développe le tube vaginal, le macrogamète a terminé sa croissance et montre alors des phénomènes de réduction

chromatique rappelant ceux décrits par Schaudinn (1902) chez *Cyclospora caryolitica* et plus récemment par Jollos (1909) chez *Adelea*. Ils consistent, en effet, en deux divisions réductrices rapides du noyau au cours desquelles le karyosome joue manifestement le rôle de centre attractif pour les grains de chromatine qui sont devenus beaucoup plus colorables. Après ces deux divisions, le pronucleus femelle s'étire en un fuseau de copulation dont l'axe est parallèlle ou un peu oblique à celui de la Coccidie et dans lequel on voit avec un ou deux karyosomes, la chromatine ordonnée en filaments granuleux qui viennent converger à la base du tube vaginal, c'est-à-dire au point où arrivera le microgamète. Tout le reste du cytoplasme est bourré de grains de réserve et montre en outre des karyosomes et de la chromatine diffuse, résidus des noyaux de réduction (fig. 4).

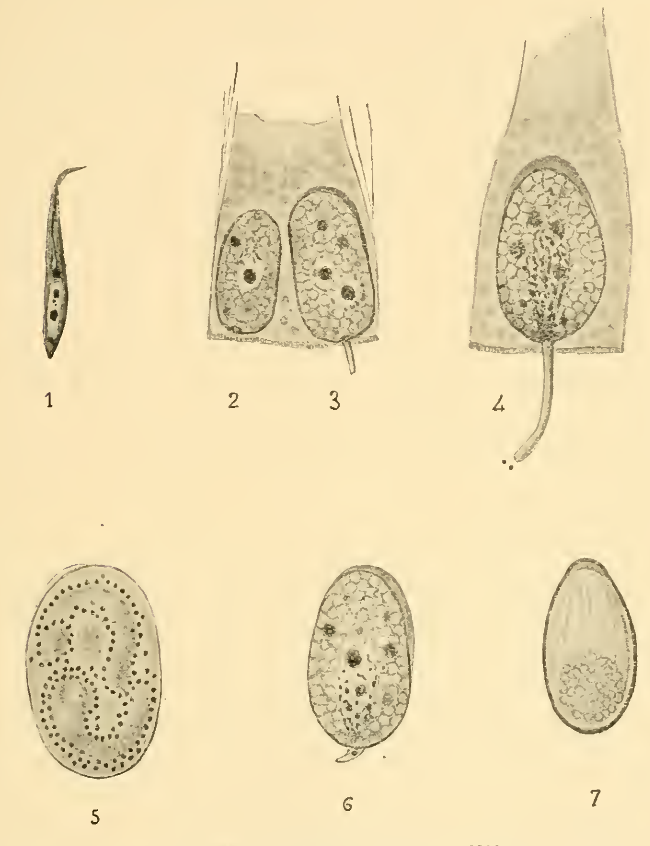
Dès maintenant le macrogamète est prêt à la fécondation.

Au cours du développement du macrogamète apparaît, au pôle opposé au tube vaginal, une large calotte de substance mucoïde, réfringente, colorable par l'éosine ou l'orange, qui va en s'épaississant à mesure que grossit l'élément parasitaire (fig. 3 et 4) ; cette subtance que l'on retrouve également chez les autres éléments de la Coccidie, schizontes, microgamétocytes, etc., est d'autant plus développée que le parasite est plus grand, et nous paraît être un produit de réaction de la cellule hôte.

Suivons maintenant le développement du microgamétocyte.

Microgamètes. — Le schizozoïte qui va donner un microgamétocyte est en forme de lancette effilée au pôle rostral, arrondie au pôle opposé où est situé le noyau ; celui-ci est allongé suivant le grand axe du corps et montre deux karyosomes, un à chaque pôle. Dès qu'il a pénétré dans une cellule hépatique, il grossit, devient piriforme par disparition du rostre et son noyau s'élargit en même temps que le karyosome supérieur disparaît ; puis le jeune microgamétocyte continuant à croître, prend une forme ovoïde allongée. Le noyau qui reste quelque temps au pôle postérieur acquiert un volume assez considérable et devient sphérique. La membrane est indistincte et le karyosome restant commence à se multiplier de façon à donner par divisions successives un certain nombre de karyosomes filles qui se disposent en étoile au centre de l'aire nucléaire.

A ce moment, le noyau occupe le plus souvent le milieu de la cellule. Il est représenté par une aire nucléaire claire sans paroi, au centre de laquelle sont de nombreux karyosomes de même taille. Le cytoplasme est finement granuleux sans réserve et acidophile.



Pfeifferinella impudica n. sp. × 1200.
1. Schizozoïte mobile. — 2 et 3. Croissance du macrogamète et formation du tube vaginal. — 4. Macrogamète mûr avec 2 microgamètes au voisinage de l'orifice vaginal. — 5. Microgamétocyte avec ses microgamètes presque mûrs. — 6 Macrogamète après la pénétration du microgamète. Le tube vaginal s'est rétracté en se gélifiant et, à sa base, le microgamète visible sous la forme d'un grain noir, est sur le point de pénétrer dans l'élément femelle. — 7. Sporocyste mûr avec ses 8 sporozoïtes. Fix. au liquide de Bouin; color.: Méthode lente de Mann.

Le microgamétocyte continue à grossir en restant ovoïde, et lorsqu'il a atteint sa limite de croissance, laquelle varie beaucoup selon les éléments considérés, la multiplication nucléaire commence.

A cet effet, le noyau se divise d'abord en deux par un processus qui rappelle une mitose en ce sens que les nombreux karyosomes se disposent d'abord en une sorte de plaque équatoriale qui se dédouble en deux groupes pour donner les karyosomes des deux noyaux filles ; puis les noyaux filles se divisent de même après que leurs karyosomes se sont à nouveau multipliés. Le processus continue de la même façon, mais la multiplication des karyosomes se ralentit peu à peu donnant ainsi des noyaux à karyosomes de moins en moins nombreux. A la suite de cette active multiplication nucléaire, la surface du microgamétocyte apparaît constellée d'innombrables petits karyosomes correspondant chacun à un noyau, c'est-à-dire que, autour de chacun d'eux, se trouve une aire chromatique nucléaire. Tous ces petits noyaux se disposent en cordons sinueux ou ondulés à la surface du microgamétocyte. Enfin une dernière division, dans laquelle les produits restent voisins, amène le dédoublement des cordons de noyaux, et la multiplication nucléaire est terminée (fig. 5.). Elle aboutit ainsi à la formation à la surface du microgamétocyte, de nombreux petits noyaux d'une taille si exigüe qu'il est impossible d'en étudier les détails de structure.

Au cours de ce processus, le corps du microgamétocyte de taille très variable (de 15 à 40 μ), s'est découpé en lobes serpentiformes (rappelant la gamétogénèse des *Actinocéphalides* ou des *Aggregata*), à la surface desquels les microgamètes apparaissent plantés comme de minuscules têtes d'épingles. L'individualisation des microgamètes consiste simplement en ce que les petits noyaux se soulèvent à la surface du microgamétocyte entraînant avec eux une mince couche de plasma qui s'étire en filament distal infiniment grêle. Ils vont ensuite se détacher du reliquat, puis gagner la lumière hépatique où on les voit parfois en grand nombre autour des tubes vaginaux des macrogamètes. Les dimensions de ces microgamètes sont tellement exigües qu'il est impossible aux plus forts grossissements d'en reconnaître la structure ; on peut seulement dire qu'ils apparaissent comme de minuscules grains de chromatine globuleux ou plutôt piriformes, semblant prolongés d'un côté par un court rostre et du côté opposé par un filament protoplasmique qui se devine plutôt qu'il ne se voit.

Le corps du microgamète mesure à peine 0 μ, 4, et c'est peut-être la taille la plus exigüe qui ait été observée chez les éléments

sexuels mâles parmi tous les êtres vivants. Cette taille est d'ailleurs en rapport avec le diamètre du tube vaginal des macrogamètes dans lesquels ils doivent pénétrer pour assurer la fécondation.

Fécondation et Sporogonie. — Pour la fécondation, un microgamète pénètre par l'orifice du tube et gagne rapidement la surface du macrogamète. Lorsqu'il est arrivé à la racine du tube, celui-ci se fane, s'infléchit, puis dégénère et disparaît en laissant à son point d'insertion un petit empâtement muqueux dans lequel l'élément mâle se voit encore, pendant quelque temps étroitement appliqué sur la femelle (fig. 6). Puis le microgamète pénètre dans celle-ci et son noyau commence à se dilater pour se fusionner avec les filaments chromatiques du pronucleux femelle.

La fécondation est effectuée lorsque le synkaryon se rétracte et vient constituer au centre du macrogamète un noyau sphérique avec un seul karyosome central.

Dès ce moment, les karyosomes et les grains chromatiques de réduction qui avaient émigré dans le cytoplasme sont résorbés, et la copula devenue ookyste s'entoure d'une paroi résistante. Elle prend alors sa forme définitive ovoïde, atténuée au pôle opposé à celui où se trouvait le tube vaginal. A partir de cet instant, la paroi qui semble doublée d'une seconde enveloppe interne devient impénétrable aux réactifs. Nous avons néanmoins pu observer sur des coupes la première division du noyau de la copula, oblique par rapport au grand axe de la spore, et qui, peut-être en raison de la difficulté de pénétration des colorants, semble s'effectuer par division directe. Puis de nouvelles divisions surviennent qui aboutissent à la formation de huit noyaux correspondant bientôt à autant de sporozoïtes que l'on voit naître comme de petites éminences coniques, hyalines, à la surface du plasma ookyste du côté du pôle atténué. Et ainsi la fécondation aboutit ici à la formation d'un ookyste dont la paroi se confond avec celle de la spore unique à laquelle il donne naissance.

La fécondation du macrogamète et le développement de la spore s'effectuent à l'intérieur même des cellules hépatiques, — une même cellule pouvant renfermer plusieurs macrogamètes. Finalement les cellules ainsi parasitées dégénérent, sont charriées dans la lumière hépatique et mettent en liberté les formes durables de la Coccidie qui sont ensuite entraînées dans l'intestin sous forme de spores mûres pour arriver à l'extérieur.

Chez *Pfeifferinella ellipsoïdes* Was. des Planorbes, le développement sexué que nous avons également suivi, s'effectue de la même façon. Toutefois nous avons constaté que dans cette espèce, les macrogamètes de forme plus globuleuse ont un plasma chargé de grains de réserve plus gros que dans l'espèce précédente et présentent un tube vaginal plus court et plus large.

De cette constatation, on pouvait déjà inférer que les microgamètes de *Pfeifferinella ellipsoïdes* Was. devaient être plus gros que ceux de *Pfeifferinella impudica* n. sp.; et, en effet, après de longues recherches, car les Planorbes que nous avons examinées n'étaient que rarement et faiblement infestées, nous avons réussi à observer les microgamètes de cette espèce qui, tout en présentant le même aspect que ceux précédemment décrits, possèdent un corps chromatique notablement plus gros que ceux de l'espèce précédente.

La forme de la spore parfaitement ovoïde chez *P. ellipsoïdes*, tandis qu'elle est au contraire acuminée chez *P. impudica*, justifie, avec les différences sexuelles que nous avons déjà signalées, la distinction de ces deux espèces.

Chez les Succinées (*Succinea putris* Linn.) et chez les Physes (*Physa fontinalis* Linn.), nous avons également trouvé des *Pfeifferinella*, mais seulement à l'état de spores mûres.

Au résumé, les Coccidies du genre *Pfeifferinella* nous apparaissent comme des formes propres jusqu'ici au foie des Gastropodes pulmonés (Planorbes, Physes, Succinées, Limaces) et essentiellement caractérisées : 1° Par un macrogamète pourvu d'un tube vaginal ; 2° Par des microgamètes en tête d'épingles, excessivement petits ; 3° Par leur ookyste se transformant en une seule spore octozoïque. Ce dernier caractère joint à leur mode de fécondation sans accouplement préalable, c'est-à-dire du type eimerien, place donc les *Pfeifferinella*, ainsi que l'un de nous [1] l'a déjà fait remarquer, dans le sous-ordre des Eimeridea octozoïca et dans la famille des Caryosporidae, caractérisée par un ookyste monosporé octozoïque.

[1] L. Léger. *Caryospora simplex* et la classification des Coccidies (*Arch. für Protistenk.* Bd 22. 1911.

II

SUR LES PELTOGASTRIDES DES COTES DE FRANCE
PELTOGASTER (CHLOROGASTER) PRUVOTI N. SP.
PELTOGASTER (CHLOROGASTER) DELAGEI N. SP.
SEPTOSACCUS CUENOTI N. G., N. SP.

par O. Duboscq
Professeur de Zoologie à la Faculté des Sciences de Montpellier.

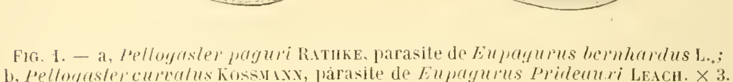
Tout concourt à rendre difficile la distinction des espèces de *Peltogaster*. Leur anatomie interne varie encore moins que leur forme extérieure. Leur taille ne donne pas d'indications si le matériel n'est pas abondant, presque tous les *Peltogaster* paraissant adultes parce qu'ils se reproduisent bien avant d'avoir atteint leur complet développement. A déterminer le parasite d'après l'hôte on risque de se tromper, une espèce de Pagure pouvant être infestée par plusieurs sortes de *Peltogaster* et, inversement, chaque espèce de *Peltogaster* pouvant vivre aux dépens de diverses espèces de Pagures. Aussi s'explique-t-on bien cette conclusion de G. Smith (1906) : « Des divers noms qui ont été donnés (aux *Peltogaster*) deux seulement représentent avec certitude de véritables espèces, *P. Paguri* et *P. sulcatus* ».

Le mot de G. Smith est néanmoins exagéré, et l'examen, encore insuffisant, des *Peltogaster* que j'ai pu recueillir sur les côtes de France me fait croire à la validité des espèces de Rathke (1842), Lilljeborg (1861 *a*, 1861 *b*) et Kossmann (1874). Par exemple, G. Smith distingue tout au plus par la taille le *Peltogaster paguri* Rathke et le *Peltogaster curvatus* Kossmann. Or la taille n'est pas d'un grand secours pour la détermination de ces parasites. Je possède de Banyuls deux *P. curvatus* mesurant 16 millimètres de longueur et 8 mm 5 de largeur maximum : dimensions qu'atteint bien rarement *P. Paguri*. Delage (1886) qui a examiné à Luc-sur-Mer 75 *Peltogaster paguri* attribue 15 millimètres aux plus grands, chiffre qui me paraît d'ailleurs un peu faible (j'en possède un de 17 millimètres provenant de Luc). A Roscoff, je n'ai récolté que des *Peltogaster paguri* de petite taille. Il est vrai que de l'examen de

5.000 *Eupagurus bernhardus* L. j'ai retiré tout juste 6 *Peltogaster*, dont deux parasités par une Liriopsis. D'autre part j'ai trouvé à Luc sur *Eupagurus cuanensis* Thomps. un *Peltogaster* solitaire mesurant 7 millimètres. Comme il correspond par tous ses caractères à *P. Paguri*, je le rapporte à cette espèce.

Si l'on ne peut se fier à la taille pour la distinction de *P. paguri* et de *P. curvatus*, on peut, il me semble, les déterminer sans connaître l'hôte qui les porte. *Peltogaster paguri* Rathke (*a*, fig. 1) a un manteau à stries longitudinales serrées, sans aucune papille. *Peltogaster curvatus* Kossmann (*b*, fig. 1) dont les stries du manteau sont moins nombreuses et moins distinctes, a ses deux flancs, particulièrement vers les extrémités, hérissés de petites papilles blanches,




Fig. I. — a, *Peltogaster paguri* Rathke, parasite de *Eupagurus bernhardus* L.; b, *Peltogaster curvatus* Kossmann, parasite de *Eupagurus Prideauxi* Leach. × 3.

simples ou bifides, parfois mousses, généralement pointues et arquées comme des dents de squale. Ces caractères m'ont paru constants sur les échantillons nombreux que j'ai eus en main. Tous les *Peltogaster* recueillis sur *Eupagurus Prideauxi* avaient ces papilles. Les *Peltogaster* des *Eupagurus Bernhardus* et *cuanensis* en manquaient totalement. Voici malheureusement une objection que je tire des observations anciennes de Lilljeborg (**1861** *a*) touchant le *Peltogaster paguri* (on ne connaissait pas le *P. curvatus*). Sur 4 *Peltogaster*, parasites de *Eupagurus cuanensis*, trois avaient aux deux extrémités du corps de petites épines, tandis que « le quatrième exemplaire qui était le plus grand n'en présentait pas même de traces, de sorte, dit Lilljeborg, que ces épines ne peuvent pas être considérées comme distinctives pour l'espèce ». Je conclurai provisoirement que *Eupagurus cuanensis*, hôte d'élection du

Peltogaster sulcatus Lillj. peut être parasité aussi par *P. paguri* et *P. curvatus*.

En dehors de leurs caractères généraux bien connus, *P. paguri* et *P. curvatus* ont encore comme traits communs : la forme en boudin renflé en avant, atténué et recourbé en arrière ; la couleur rouge écarlate (les très jeunes sont verts) ; les racines vertes ; l'œil nauplien à pigment très réduit ou absent. Enfin ils sont généralement solitaires (on en peut trouver deux sur le même Pagure, très rarement trois, ainsi que l'a bien noté Delage (1886)).

Il me semble qu'il y aurait avantage à réserver le nom de *Peltogaster* aux espèces qui présentent tous ces caractères et à grouper sous un nom nouveau (*Chlorogaster* par exemple) les *Peltogaster* du type *P. sulcatus* Lillj. La forme de ceux-ci est beaucoup plus élancée. Souvent la portion antérieure ou propédonculaire fait un angle ventral[1] plus ou moins marqué avec la portion postérieure. La couleur du corps des adultes varie du blanc jaunâtre à l'ochracé ou à l'orange passant parfois au vermillon, les jeunes exemplaires pouvant être roses (jamais verts?) Les racines sont blanches ou jaunâtres. Enfin ces espèces sont toujours grégaires.

Peltogaster sulcatus Lillj., parasite fréquent de *Eupagurus cuanensis* Thomps. dans la Manche comme dans la Méditerranée, est le type de cette série à laquelle appartient le *Peltogaster microstoma* Lillj. qu'on trouve communément à Roscoff sur *Anapagurus Hyndmanni* Thomps.

E. Racovitza m'a communiqué de la collection du laboratoire Arago un *Peltogaster* social qui répond bien aux caractères du nouveau genre proposé. Chez cette espèce, parasite de *Eupagurus excavatus* Herbst, non seulement les deux branches antérieure et postérieure font un angle ventral très marqué (*c*, fig. 2), mais encore, au lieu d'avoir un plan sagittal commun, elles sont courbées de telle sorte que le flanc droit est concave et le flanc gauche convexe. Je propose d'appeler *Peltogaster* (*Chlorogaster*) *Pruvoti* n. sp. ce *Peltogaster* qui ne me paraît pas pouvoir correspondre au *Peltogaster longissimus* Kossmann. *P. Pruvoti* est encore caractérisé par son tégument à fines stries longitudinales et par la présence d'un anneau fibreux saillant encerclant le pédoncule. La branche antérieure est juste

[1] J'admets l'orientation proposée par G. Smith (1906), laquelle me paraît logique. La face ventrale est la partie convexe opposée au mésentère qui est dorsal comme le pédoncule de fixation.

moitié plus grande que la postérieure. Des 3 exemplaires à peu près égaux que j'ai observés sur le même *Eupagurus excavatus* le plus grand non redressé mesurait 7 millimètres.

C'est encore à la série des *Chlorogaster* que je rapporterai un petit *Peltogaster* ochracé clair, de la taille du *P. microstoma* LILLJ. et dont j'ai trouvé à Roscoff 3 exemplaires sur un *Anapagurus Hyndmanni*. Cette forme que j'appellerai *Peltogaster* (*Chlorogaster*) *Delagei* n. sp. a ses deux branches rapprochées en angle ventral aigu (*d*, fig. 2). Elle diffère encore par son tégument sillonné du *P. microstoma* dont le manteau est lisse.

Si l'on peut penser que la distinction des *Peltogaster* et *Chlorogaster* n'est pas encore solidement établie, il s'impose de créer un genre pour un Peltogastride très particulier que j'appellerai *Septosaccus Cuenoti* n. g., n. sp. J'ai trouvé cet intéressant Rhizocéphale



FIG. 2. — c, *Septosaccus Cuenoti* n. g., n. sp. parasite de *Diogenes pugilator* ROUX; d, *Peltogaster* (*Chlorogaster*) *Pruvoti* n. sp., parasite de *Eupagurus excavatus* HERBST ; e *Peltogaster* (*Chlorogaster*) *Delagei* n. sp. parasite de *Anapagurus Hyndmanni* THOMPSON. × 3.

à Arcachon, il y a une dizaine d'années, sur les *Diogenes pugilator* ROUX, qui le portent fréquemment. L. Cuénot voulut bien alors me récolter un certain nombre d'exemplaires de ce *Septosaccus* et j'en ai reçu depuis de Ch. Pérez.

Septosaccus Cuenoti est un petit Peltogastride solitaire, peu arqué et à peine renflé antérieurement (*c*, fig. 2). Les adultes atteignent 7 millimètres de longueur. Par sa couleur brun-chocolat, *Septosaccus Cuenoti* se distingue déjà de tous les autres Rhizocéphales. Il s'en sépare encore mieux par la structure de son manteau. Tandis que la face externe du tégument palléal est lisse, toute la face interne est feuilletée, l'épithélium interne s'étant plissé en nombreuses lamelles qui s'étendent de l'orifice cloacal jusqu'au fond du manteau. Chez les jeunes *Septosaccus* (fig. 3) ces lamelles sont épaisses et massives, bien que formées seulement comme chez

l'adulte d'une seule couche épithéliale. C'est qu'alors les cellules sont hautes, s'unissant fréquemment entre elles d'une face à l'autre par leurs pieds allongés et, aussi. par des tonofibrilles, qui sont comme le squelette de ces anastomoses : structure bien connue dans les lamelles branchiales des Crustacés.

Chez l'adulte, les lamelles plus nombreuses se sont développées en diminuant d'épaisseur, malgré l'agrandissement de l'espace central rempli de sang. Ceci s'explique par l'extrême aplatissement



Fig. 3. — Coupe transversale de la région postérieure d'un très jeune *Septosaccus* n. g., n. sp. × 110.

de l'épithélium, dû sans doute à la pression du sang. Les deux faces de chaque lamelle sont maintenues équidistantes par la persistance des anastomoses tonofibrillaires. Sous l'afflux du sérum sanguin, seule l'extrémité libre se gonfle considérablement en bourrelet hémorrhoïdal (fig. 4).

Il n'est pas douteux que de tels replis fonctionnent comme branchies. Ils ont encore pour rôle important de recouvrir et d'immobiliser les œufs pendant leur développement. Bien que les glandes collétériques soient développées comme chez les autres *Peltogaster*,

il n'existe chez *Septosaccus* ni enveloppes chitineuses pour isoler les œufs, ni rétinacles pour fixer la ponte au manteau ; et, cependant, grâce aux replis branchiaux, les embryons se trouvent aussi bien protégés que ceux des Sacculines. Dans chaque espace interlamellaire, les œufs se superposent ordinairement sur un seul rang et les lamelles branchiales compressibles se moulent sur chacun d'eux en leur constituant une loge qui les sépare des voisins.

Les Nauplius ont un œil fortement pigmenté.

Les racines de *Septosaccus*, sont comme celles des *Peltogaster* de



FIG. 4. — Coupe transversale, au niveau des testicules, de *Septosaccus Cuenoti* adulte. Une partie des œufs en incubation entre les lamelles branchiales a seule été représentée. × 55.

véritables tubes épithéliaux à hautes cellules absorbantes et sécrétantes. Leur ressemblance avec des cœcums hépatiques est encore accrue par la grandeur inusitée de leur lumière. Chez les très jeunes *Septosaccus* elles font hernie dans le pédoncule jusqu'au niveau des testicules, de sorte que, sur les coupes, on croit avoir affaire à un véritable tube digestif, propre à ce curieux Peltogastride.

AUTEURS CITÉS

1886. DELAGE (Yves). Sur le système nerveux et sur quelques autres points de l'organisation du *Peltogaster* (Rathke). Contribution à l'histoire des Kentrogonides. *Archives Zool. Exp.* (2). T. IV.

1874. KOSSMANN (R.). — *Suctoria* und *Lepadidæ*. — Untersuchungen über die durch Parasitismus hervorgerufenen Umbildungen in der Familie der Pedunculata. *Arbeit. aus Z. Inst. Wurzburg*. Bd I.

1861*a*. LILLJEBORG (W.). — *Liriope* et *Peltogaster* H. Rathke. *Acta nova Reg. Soc. sc. Upsaliensis*. III

1861*b*. LILLJEBORG (W.). — Supplément au mémoire sur les genres *Liriope* et *Peltogaster*. *Acta nova Reg. Soc. sc. Upsaliensis*. III. (Ce mémoire et le précédent ont paru dans les *Annales des Sc. nat.* [5]. II. 1864) avec quelques variantes qui ne sont que des corrections de syntaxe. Mais les figures originales sont très incomplétement reproduites dans le recueil français).

1842. RATHKE (H.). — Beiträge zur vergleichenden Anatom. und Physiol. Reisebemerkungen aus Skandinavien. *Neueste Schriften d. Naturf. Ges. Danzig*. Bd. III.

1906. SMITH (G.). — Rhizocephala. — *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*.

III

BIBLIOTHÈQUE DU LABORATOIRE ARAGO[1]

MÉMOIRES ET VOLUMES ISOLÉS

W *(Suite)*

WELDON (W.-R.). — The variations occuring in certain décapod Crustacea. *Crangon vulgaris*. London, 1890.

WELDON (W.-R.). — Certain correlated variations in *Crangon vulgaris*. London, 1892.

WESENBERG-LUND (C.). — Biologiske studier over Ferskvandsbryozoer. Copenhague, 1896.

[1] Voir NOTES ET REVUE. [3] Tome IX, nos 2, 3, 4, 5. [3] Tome X, nos 2. 3, 6, 7. [4] Tome I, nos 1, 2, 5, 8, 9. [4] Tome II, nos 2, 4, 7, 8, 11. [4] Tome III, nos 1. 2. 4. 5. 7. [4] Tome IV, no 2. [4] Tome V, nos 1. 3. 4. [4] Tome VIII, no 1, 2, 3, 4. [4] Tome IX, no 1. [5] Tome I, no 1. et 3. [5] Tome II 1 et 2. [5] Tome V, no 1, 3, 5 et 6. [5] Tome VI, no 1 et 2. [5] Tome VII, no 1.

WESTPHAL-CASTELNAU (A.). — Catalogue de la collection des Reptiles. Montpellier, 1870.

WEYENBERGH (E.). — La Tarea de la Zoologia. Discurso inaugural de la Catedra de Zoologia en la Universidad de San Carlos en Cordoba. Buenos Aires, 1873.

WEYENBERGH (H.). — Description détaillée d'une nouvelle espèce de la famille des Distomides, savoir *Distoma pulcherrinum*. Cordoba, 1878.

WEYENBERGH (H.). — Noticias biologicas y anatomicas sobre el Yacaré ó *Alligator sclerops* L., Cordoba, 1878.

WEYENBERGH (H.). — Description d'une Puce gigantesque *Pulex grossiventris* m. Cordoba, 1880.

WEYENBERGH (H.). — Algunas nuevas Sanguijuelas ó Choncacos de la familia *Gnathobdellea* y revista de esta familia, Cordoba, 1880.

WEYENBERGH (H.). — Descripciones de nuevos Gusanos. Cordoba, 1880.

WEYENBERGH (H.). — Morphologische aanteekeningen over de Prœst-alen of Symbranchidæ. Cordoba, 1881.

WEYENBERGH (H.). — Sobre la familia *Pulicidæ*, con descripcion de algunas nuevas especies. Cordoba, 1881.

WHITMAN (C.-O.). — The external morphology of the Leech. Boston, 1884.

WHITMAN (C.-O.). — The metamerism of *Clepsine*. Leipzig, 1892.

WHITMAN (C.-O.). — The palingenesia and the germ doctrine of Bonnet, Boston, 1895.

WIEDERSHEIM (R.). — Beiträge zur Kenntniss der Wurttemberg. Höhlenfauna. Wurzburg, 1873.

WIEDERSHEIM (R.). — *Salamandrina perspicillata* und *Geotriton fuscus*. Gênes, 1875.

WIEDERSHEIM (R.). — Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Jena, 1883.

Paru le 16 Janvier 1912.

Les directeurs :

G. PRUVOT et E.-G. RACOVITZA.

Eug. MORIEU, Imp.-Grav., 29, Rue Delambre Paris (XIVe) — Téléph. : 704-75

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPERIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Professeur à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

5e Série T. IX. NOTES ET REVUE 1912. N° 2.

IV

PARASITISME ET HOMOCHROMIE

(Notes préliminaires)

par Etienne Rabaud
Maître de Conférences à la Sorbonne.

La théorie du mimétisme repose, dans son principe, sur l'hypothèse que divers animaux, surtout les Vertébrés et plus spécialement les Oiseaux, sont guidés par le sens de la vue dans les circonstances les plus diverses de leur comportement. Leurs victimes habituelles n'échapperaient que dans la mesure où elles passeraient inaperçues, et l'on admet alors que seuls persisteront les individus dissimulés par leur ressemblance avec l'environnement; la ressemblance se réduit fréquemment à de l'homochromie simple.

Quelques expériences semblent effectivement montrer que certains Oiseaux distinguent moins bien les Insectes placés sur un fond de coloration analogue à la leur que les Insectes placés sur un fond

différent. Les observations de Ferton, de J. Pérez sur des Andrènes, celles de Lowel, de Furner sur les Hyménoptères chasseurs d'Araignées, les miennes propres sur des Pompiles, indiquent aussi le rôle effectif de la vue chez ces Hyménoptères.

On pouvait, a priori, supposer que la vue intervient pour une part dans les interactions des animaux avec leur milieu ; mais il y a lieu de préciser l'importance vraie de ce sens : une analogie de forme ou une similitude de teinte suffit-elle pour préserver de la destruction de nombreux individu ? De la conclusion dépend la théorie toute entière.

Sur le sens de la vue, relativement aux vertus exceptionnelles qu'on lui attribue, il y aurait fort à dire. On pourrait, par exemple, faire remarquer que ni l'Oiseau chasseur d'Insectes variés, ni le Pompile chasseur d'Araignées ne paraissent « trompés » par l'homochromie. Les Pompiles découvrent leur proie, dont la coloration diffère souvent à peine du susbtrat. Néanmoins, le fait reste que des objets colorés attire même dés Hyménoptères ; il n'est donc pas superflu d'examiner la question de savoir si l'homochromie joue un rôle quelconque dans la « protection » de divers animaux, proies habituelles d'Hyménoptères ou de Diptères variés. J'ai recueilli, à cet égard, quelques faits ; leur nombre ne me paraît pas suffisant pour permettre une conclusion définitive, mais ils valent par les indications préliminaires qu'on en peut tirer, lorsqu'on les rapproche de faits connexes antérieurement connus.

I

Des observations déjà anciennes conduisent à penser que la protection dûe à l'homochromie manque d'efficacité dans une large mesure. On sait, par exemple, que les chenilles de *Pieris brassicæ* L., cependant homochromes à diverses plantes, sont très fréquemment parasitées par *Apanteles glomeratus* L. ; les chenilles de *Dicranura vinula* L., étonnemment mimétiques cependant, donnent une proportion considérable d'*Ophion luteus* L. ou d'autres Hyménoptères parasites. Il en est d'ailleurs ainsi pour toutes les chenilles, homochromes ou non.

Ces faits, toutefois, manquent de précision ; ils laissent dans l'ombre tout un ensemble de contingences, dont la connaissance peut seule conduire à une conclusion ferme. Des élevages

méthodiques et comparatifs de chenilles homochromes et non-homochromes, recueillies dans des conditions connues permettent d'établir les proportions relatives d'individus parasités et d'individus indemnes et leur répartition suivant les espèces. Le rôle de l'homochromie, dans les cas envisagés, ressortira de l'ensemble des résultats.

Pour me procurer des chenilles homochromes en quantité suffisante, j'ai simplement fauché au filet des champs de Luzerne [1]. Les individus recueillis à chaque « dragage » étaient soigneusement répartis par espèces, mais restaient constamment séparés des individus semblables provenant des « dragages » précédents et suivants. Les élevages étaient faits dans les conditions les meilleures pour limiter la mortalité. Les individus recueillis en nombre appartiennent aux espèces suivantes : *Tephrina murinaria* Fab., *Strenia clathrata* L., *Plusia gamma* L., *Lycæna icarus* Rott. Quelques exemplaires de *Colias edusa* Fab., *Heliothis dipsacea* L., etc., n'entrent pas en ligne de compte.

Quant aux chenilles non-homochromes, ou pour lesquelles la couleur ne joue certainement aucun rôle, étant donné le mode d'infestation, mes élevages ont porté, sur *Vanessa io* L., *Hypocrita jacobææ* L. et *Mecyna polygonalis* Hb. dont j'ai pu réunir plus de 100 individus dans des conditions favorables.

L'essentiel, pour obtenir une indication valable, était évidemment de recueillir le plus grand nombre possible de chenilles semblables dans un espace relativement peu étendu et dans un laps de temps aussi court que possible, de façon à demeurer dans des conditions, climatériques ou autres, analogues. Les premiers résultats me paraissent assez nets. Dans l'ensemble, qu'il s'agisse de chenilles homochromes ou de chenilles non-homochromes, la proportion des individus parasités et des individus indemnes ne diffère pas sensiblement. Voici des chiffres se rapportant à trois espèces non-homochromes :

Hypocrita jacobææ L.	114 individus	46 imagos 68 parasites
Vanessa io L.	104 individus	60 imagos 44 parasites
Mecyna polygonalis Hb.	120 individus	63 imagos 57 parasites

[1] Aux environs de Saint-Affrique (Aveyron).

H. jacobææ L. a été recueilli sur *Senecio vulgaris*, les unes presque au terme de leur croissance, les autres très jeunes ; je n'ai constaté aucune différence importante relative à l'âge dans le nombre des parasitées : cela donne à penser que l'infestation a lieu de très bonne heure. Les divers individus étaient assez largement disséminés sur de nombreux pieds dans un champ de 300 mètres carrés environ. *Vanessa io* L., parasitée par *Sturmia bella* Meig. et *Compsilura concinnata* Meig. [1] formait une colonie de chenilles à peine au quart de leur croissance, assez mal dissimulée dans une touffe d'ortie ; recueillie et mise à l'abri de tout parasite ou prédateur, le pourcentage des déchets doit être considéré comme un minimum. J'ajoute que *Sturmia bella* Meig. dépose directement ses œufs sur les plantes, et non sur les chenilles, de sorte que l'infestation a lieu par voie buccale ; le Diptère adulte ne doit donc pas rencontrer, chasser en quelque sorte, l'hôte de ses larves.

Quant à *Mecyna polygonalis* Hb., les 120 individus de ma statistique vivaient sur trois pieds de *Spartium junceum* L. faisant touffe ; ils n'étaient pas à proprement parler réunis en colonie, mais se trouvaient dispersés d'une façon quelconque sur les branches abondantes du genêt. Ils sont infestées par *Zenilla roseaneæ* Br. Brgt. de la même façon que *V. io* par *S. bella*.

Comparativement aux différences dans le mode d'infestation, la proportion des individus parasités est moindre lorsqu'il y a infestation passive. Je remarque cependant, qu'à *une* exception près (*Compsilura concinnata*), etc., ce sont des parasites de même espèce qui, dans les deux cas, atteignent les chenilles d'une espèce donnée. Cela se comprend assez bien à première vue pour une colonie qui, comme celle de *V. io* L., tombe sur une plante parsemée de parasites, cela se comprend moins bien pour *H. jacobææ*, répartie sur une assez grande surface, et victime d'un parasite actif.

Pour ce qui est des chenilles homochromes, le résultat global est en partie semblable, en partie inférieur au précédent, bien que les conditions paraissent incontestablement meilleures pour diminuer la proportion des parasites. L'homochromie mise à part, les chenilles suivantes vivaient toutes assez dispersées dans un champ de luzerne :

[1] Je remercie vivement ici M. le Dr Villeneuve et M. J. de Gaulle qui ont obligeamment déterminé, l'un les Diptères, l'autre les Hyménoptères de mes élevages.

Lycæna icarus Rott. . .	87 individus	46 imagos
		41 parasites
Strenia clathrata L. . . .	96 individus	31 imagos
		38 parasites
		27 décès de cause inconnue.
Plusia gamma L.	64 individus	10 imagos
		38 parasites
		16 décès de cause inconnue.
Tephrina murinaria Fab.	25 individus	15 imagos
		6 parasites
		4 décès de cause inconnue.

A titre de renseignement, il convient de noter la diversité des parasites pour une même espèce de chenille, avec, toutefois, prédominance de l'un deux. Quant aux décès en cours d'élevage, on peut admettre qu'ils se répartissent en proportion sensiblement égale entre les individus infestés et les individus indemnes. L'hypothèse est probablement inexacte, car les conditions d'élevages étaient suffisamment bonnes pour limiter les déchets, si les chenilles ne portaient en elles quelque tare au moment de leur capture. Remarquons, au surplus, que la captivité met à l'abri de certaines atteintes et diminue, sans aucun doute, l'infestation. Celle-ci est souvent précoce, j'en conviens; mais elle est aussi tardive ; je n'en veux d'autre preuve que les différences de taille que présentent les chenilles de *S. clathrata*, lorsque *Rhogas testaceus* Spin. parvient à maturité.

Il n'en reste pas moins que pour *Lycæna icarus* et *Strenia clathrata* la proportion relative des parasitées et des indemnes est tout à fait comparable à celle que présentent les chenilles chez lesquelles l'homochromie n'intervient pas. Je signale cependant cette différence que le parasitisme dépend non pas d'une seule espèce, mais de deux ou trois suivant les cas ; ainsi *Lycæna icarus* nourrit : *Rhogas bicolor* Spin., *Platylabus* sp. et un *Apanteles ; Strenia clathrata* nourrit surtout *Rhogas bicolor* et un diptère, *Gymnopareia tibialis* R D.

Cette similitude des proportions entraine semble-t-il cette conclusion que, dans certaines circonstances, avec ou sans homochromie et quelque soit le mode d'infestation, les résultats sont tout à fait superposables.

Mais en d'autres circonstances, les résultats diffèrent sensiblement : *Plusia gamma* L. chenille très homochrome est victime des parasites : *Microplitis mediator* Hal. (?) et *M. spinalœ* Nees. et incidemment *Rhogas testaceus* Spin., *Rhogas reticulator*, au point que le nombre des imagos obtenus est à peine égal au 1/6e des chenilles élevées. Par contre, *Tephrina murinaria* Fab. paraît être particulièrement hors des atteintes des parasites.

Suivant toutes probabilités, on doit trouver chez les non-homochromes des différences du même ordre, telle espèce peu atteinte, telle autre très atteinte. Les conditions de lieu et de saison interviennent certainement pour une part. Quant à ces dernières, cependant, je puis dire que les élevages fait de 1909 et 1910, quoique effectués dans des conditions climatériques assez différentes de celles de 1911 et quoique portant sur un nombre relativement petit d'individus, m'avaient fourni des indications que la suite a confirmées. D'autres élevages sont évidemment nécessaires. On peut toutefois, et d'une façon provisoire, tirer cette conclusion que les relations supposées entre la coloration d'un animal et celles de son substrat paraissent inexistantes pour les insectes parasites.

II

Cette conclusion reçoit un commencement de confirmation, si, au lieu de comparer entre eux homochromes et non-homochromes, nous recherchons les différences entre homochromes se présentant dans les conditions les plus analogues qui soient. A cet égard, il est fort intéressant de rapprocher *Strenia clathrata* L., *Tephrina murinaria* Fab. et *Plusia gamma* L. Ces chenilles affectent entre elles des rapports morphologiques très étroits ; les différences de leur système de coloration ne se révèlent qu'à un examen très attentif. Pour distinguer *Plusia gamma* L. des deux autres, le nombre des fausses pattes (3 paires) est le moyen le plus sûr : peut-être n'est-il pas à la portée de tous les organismes. Ce moyen n'existe d'ailleurs pas quand il s'agit de distinguer l'une de l'autre *S. clathrata* L. et *T. murinaria* Fab. ; même averti, l'observateur hésite parfois à décider sur l'identité de certains individus. En principe, sans doute. *S. clathrata* L.

est effilée en avant, tandis que *T. murinaria* est cylindrique, le diamètre de la tête égalant sensiblement celui des anneaux du corps ; la première est entièrement verte avec de fines bandes blanches, tandis que la seconde, verte avec bandes blanches fines, porte en outre un trait noir oblique de chaque côté de la tête, ainsi que des taches brunes à la face ventrale. Souvent réalisées, ces différences s'atténuent parfois : certaines *S. clathrata* L. possèdent des taches brunes, certaines *T. murinaria* Fab. sont dépourvues à la fois de taches brunes et de stries noires ; le diamètre céphalique des unes augmente, celui des autres diminue ; bref, on rencontre des formes de passages qui font hésiter a bon droit l'observateur [1].

Voici donc trois chenilles présentant des ressemblances morphologiques très grandes, qui vivent entremêlées sur les mêmes pieds de luzerne, si bien que le même coup de fauchoir ramène simultanément des individus des trois formes. Considérées du point de vue anthropomorphique de l'homochromie, il ne devrait exister entre elles aucune différence quant à la proportion d'individus parasités et quant à la nature des parasites.

Quant au premier point, le tableau précédent montre une différence extrêmement nette bien que le nombre des individus observés ne paraisse pas tout à fait comparable dans tous les cas. Mais la différence devient tout à fait évidente si l'on examine les parasites. Le parasite le plus fréquent chez *Strenia clathrata* L. est *Rhogas testaceus* Spin. ; il compte pour la moitié environ des chenilles parasitées [2], tandis que sur les 6 chenilles parasitées de *Tephrina murinaria* F. je relève une seule fois *Rhogas testaceus* Spin., je le relève une seule fois également sur les 38 individus infestés de *Plusia gamma* L. Les autres parasites sont, eux aussi, différents. Le phénomène est particulièrement net si l'on considère *Pl. gamma* L. surtout parasitée par deux Braconides (*Microplitis mediator* (?) et *M. spinalæ* qui n'attaquent ni *S. clathrata* L., ni *T. murinaria*.

Rien ne permet de supposer que le nombre de fausses pattes intervienne d'une façon quelconque pour permettre aux parasites de distinguer les unes des autres des chenilles à la fois homochromes entre elles et relativement à leur substrat.

[1] FRIONNET (Les premiers états des Lépidoptères français, T. III) donne *Tephrina murinaria* comme nocturne. J'ai vainement varié les heures de chasse sans trouver de différences dans la quantité d'individus de ces espèces capturés.

[2] Exactement 18 sur 38 individus infestés.

III

Sans doute, et j'y insiste, j'apporte plutôt des indications que des résultats ; les faits, néanmoins, semblent assez significatifs pour permettre de penser que le système de coloration d'une larve, relativement à son support, ne constitue nullement pour elle une « défense », même si ce système se complique de dimensions assez exigues pour ajouter, s'il se peut, à l'homochromie. Je n'ai parlé ici que des Insectes parasites, mais il faut tenir compte aussi des prédateurs. En dehors même des Oiseaux, au sujet desquels je ne possède aucune donnée personnelle, certains Hyménoptères et certaines Araignées consomment en grand nombre des chenilles, et des chenilles homochromes ; il n'est pas rare, par exemple, de trouver au fond du fauchoir une Araignée chasseuse portant une toute petite chenille de *Strenia clathrata* L., de *Tephrina murinaria* Fab., ou tout autre.

Que chez ces Arthropodes la vue intervienne ou n'intervienne pas, nous n'avons pas à en décider : si elle intervient, nous en conclurons que les organes visuels de ces animaux leur permettent de discerner ce qui est mal discernable pour l'homme ; si elle n'intervient pas, nous en conclurons que les interactions des prédateurs, des parasites et de leurs victimes se traduisent pour eux par d'autres moyens que la vue.

De toutes façons, il ne nous suffira plus de savoir, on s'en doutait depuis longtemps, si les couleurs attirent ou n'attirent pas les Insectes ; il faudra savoir ce que signifient les couleurs pour les animaux considérés.

Peut-être un jour serons nous appelés à penser que la couleur ne joue qu'un rôle assez accessoire. Le seul fait que des chenilles différentes, vivant, côte à côte ne sont pas victimes au même degré des mêmes parasites, indique nettement l'intervention d'un autre élément. Sur cet élément nous n'avons aucun renseignement positif.

J'entends bien que la théorie de la défense par le système de coloration envisage surtout la défense contre les prédateurs, ce système de coloration devant sinon supprimer, tout au moins diminuer dans une forte proportion le nombre des déchets parmi les animaux « mimétiques », par rapport aux individus moins mimétiques. Les prédateurs seraient donc agent de sélection. Or, il est

facile de se rendre compte que la destruction par les parasites s'oppose dans une mesure appréciable à une sélection opérée par les prédateurs. Sans insister sur ce fait que parmi les prédateurs se trouvent à la fois des Arthropodes (Insectes et Araignées), contre lesquels le mimétisme demeure sans effet, et des Vertébrés, considérons seulement ces derniers et supposons-les principalement guidés par la vue : les individus mimétiques échapperont à leur poursuite ; seuls seront détruits les individus non mimétiques à des degrés divers. Mais, ces derniers seront-ils *tous* détruits? suivant toutes probabilités — et pour des raisons diverses — quelques individus persisteront, et il suffit qu'un petit nombre persiste pour rendre illusoire le rôle sélectif des prédateurs. En effet, les parasites, contre qui le mimétisme ne joue pas, détruiront nécessairement des mimétiques, puisqu'ils sont le plus grand nombre, et exceptionnellement des non-mimétiques, protégés en quelque sorte par leur dispersion au milieu des premiers. Il s'ensuit une diminution proportionnellement plus grande du nombre des individus mimétiques par rapport au non-mimétiques et le résultat final sera une tendance au retour à l'égalité des uns et des autres. Le même phénomène se reproduira constamment à chaque génération, sans que, théoriquement, on puisse concevoir la prédominance d'une forme. Relativement aux non-mimétiques, d'ailleurs, la destruction par les prédateurs ne s'ajoute pas nécessairement à la destruction par les parasites ; les individus déjà atteints par ces derniers pourront devenir et deviendront souvent l'objet d'une seconde destruction, si l'on peut ainsi parler. D'ailleurs, la destruction parasitaire paraît à tous égard la plus intense ; c'est elle dont il faut tenir le plus grand compte et dont on oublie précisément, à l'ordinaire, de parler : le parasite détruit, et il détruit véritablement « en aveugle », s'attaquant aussi bien à ce que les prédateurs laisseront qu'à ce qu'ils supprimeront. Et dès lors, de deux choses l'une : ou l'espèce considérée disparaîtra totalement, ou elle se maintiendra, sans que, des diverses variétés individuelles, l'une devienne prépondérante plutôt qu'une autre, la sélection étant, en la circonstance véritablement impossible[1]. Ce que nous appelons mimétisme ne reconnaît certainement pas une telle origine.

[1] L'impossibilité est la même, qu'il s'agisse de larves ou d'adultes ; dans le cas où ceux-ci seraient véritablement « protégés » contre les prédateurs, leurs larves ne le sont à aucun titre.

B..

Quelle est alors cette origine? Même en renonçant à la sélection, elle reste encore complexe, ainsi que je le montrerai ; je ne veux pour l'instant m'arrêter que sur l'une des possibilités, la coïncidence pure et simple. J'y suis conduit par l'examen des chenilles de *Lycæna icarus* et de *Lycæna astrarche* Brgt. chez lesquelles le parasitisme est particulièrement intense. Ces chenilles ont un aspect fripé qu'elles doivent à une série de plis transversaux, légèrement obliques. Dans l'immense majorité des cas, ces chenilles vivent sur des feuilles franchement étalées, de sorte que l'idée ne vient pas d'attribuer une valeur quelconque à la plicature, du moins au point de vue mimétisme. Tout spécialement, la forme des feuilles sur lesquelles vit *Lycæna icarus* ne suggère aucune comparaison de cet ordre. Il en est de même, très souvent, pour *Lycæna astrarche*. Mais lorsque cette dernière vit sur *Erodium cicutarium* L'Hérit., l'aspect de la chenille comparé à celui de la plante conduit aussitôt à conclure dans le sens du mimétisme : les feuilles d'*E. cicutarium*, surtout les feuilles des rosettes, sont plissées, finement gondolées sur les bords, et ces plis se confondent étonnamment avec les plis transversaux de la chenille [1].

Cependant, il n'y a certainement aucun rapport causal entre les deux dispositions ; rien ne permet d'invoquer une sélection quelconque et de dire que seules ont échappé aux prédateurs les chenilles qui mimaient la plante. Ces chenilles, en effet, conservent constamment le même aspect, quelle que soit la plante sur laquelle elles vivent ; d'autres chenilles ont un aspect très analogues, bien que ne vivant jamais sur des plantes à feuilles plissées. La coïncidence paraît évidente.

La coïncidence, toutefois, a un sens, et ce sens le voici : parmi toutes les plantes sur lesquelles vit *Lycæna astrarche*, *Erodium cicutarium* est la plus commune en certaines régions, par exemple à Wimereux (Pas-de-Calais) ; toutes les autres plantes y sont plutôt rares. On ne doit donc pas s'étonner de rencontrer dans cette région *L. astrarche*, puisqu'elle y trouve des conditions favorables à sa persistance, et il faut, moins encore, s'étonner qu'elle vive sur *E. cicutarium*, puisque cette plante représente précisément — et représente seule — les conditions favorables. La présence de la bête est liée à l'existence d'une plante nourricière quelconque, et non

[1] Etienne Rabaud. Sur l'homochromie de la chenille de *Lycæna astrarche* Bgstr Bull Soc. ent. Fr. 1909.

point la forme de l'une à la forme de l'autre. En d'autres régions, d'autres plantes sont communes et la chenille ne vit alors que très exceptionnellement sur *E. cicutarium*.

Ainsi s'explique logiquement la coïncidence ; la similitude intervient à titre épisodique ; elle vaut pour l'observateur et non pour l'animal.

La question serait, au surplus, de savoir dans quelle mesure la coïncidence met la chenille à l'abri des parasites. GIARD[1] signale *Apanteles astrarches* Marsh comme s'attaquant précisément aux chenilles homochromes et mimétiques de *L. astrarche* ; on sait que, d'une façon générale, les chenilles de cette espèce sont aussi victimes de *Cœnapachis astrarches* Marsh ; rien ne dit, qu'elles passent inaperçues pour les prédateurs. Je serais bien surpris, en particulier, si les Odynères qui approvisionnent souvent leurs nids de chenilles vertes, se laissaient « tromper » par la coïncidence.

Celle-ci semble bien être pûrement anthropomorphique et ne constituer aucune « défense » pour les organismes considérés.

A voir d'ailleurs la théorie sous son vrai jour, on aboutit à une constatation curieuse : par un moyen ou par un autre, tous les animaux sont « protégés », qu'ils se défendent par la « ruse » ou par la « force ». Dès lors, la théorie toute entière pourrait bien se réduire à ce truisme : les êtres qui persistent ont des raisons de persister ; nous considérons comme bien protégés les êtres qui durent et nous ne parlons pas des autres. Il ne faudrait peut-être pas chercher beaucoup pour montrer que la « protection » n'a jamais qu'un temps et, qu'en fait, tout finit toujours par se passer comme s'il n'y avait pas de protection. On peut donc éliminer ce point de vue des interprétations.

Cela ne découle-t-il pas d'ailleurs des indications précédentes montrant que les individus parasités sont en nombre comparables dans tous les cas. Le problème n'est donc pas de rechercher dans quelle mesure l'homochromie défend ou ne défend pas une espèce, mais bien de rechercher l'ensemble des conditions, grâce auxquelles une espèce considérée est ou n'est pas victime de parasites divers et de prédateurs.

Je ne veux, ni ne puis y insister pour le moment. A titre de conclusion, cependant, je ferai remarquer combien souvent les

[1] Alfred GIARD. Un *Apanteles* nouveau pour la faune française. Feuille des Jeunes Naturalistes, 1908.

recherches sont unilatérales à ce point de vue; l'attention se porte sur la morphologie, et plus fréquemment sur la victime que sur le chasseur. On se demande comment un organisme peut se dissimuler aux yeux des autres pour la défense — et quelquefois pour l'attaque; mais on néglige à peu près complètement les conditions qui interviennent véritablement et constituent le phénomène ; ces conditions ne sont pas toujours inconnues, seulement on ne songe pas à les interpréter dans leur véritable sens. Depuis longtemps, par exemple, on a remarqué que le nombre des Insectes parasités varie suivant les années, et l'on a très justement imputé ces variations aux circonstances climatériques, générales ou locales. Or, là réside, très vraisemblablement, l'une des conditions de « défense » ou d'« attaque » véritablement effectives. Suivant toute évidence, la quantité des individus d'une espèce parasite ou prédatrice, la « densité », si l'on peut dire, joue un rôle prépondérant.

Ce rôle est indiscutable dans le cas où le parasite est semé sur les aliments de l'hôte. Plus grande sera cette densité, plus grand sera le nombre des victimes. Quant à la densité de ces dernières, elle ne paraît non plus négligeable. Son importance apparaît clairement dans le cas d'une véritable agglomération ; il pourra suffire, alors, d'un seul individu pour infester tous les membres d'une colonie, et si tous ne sont pas infestés, cela tiendra probablement à des circonstances sans rapport nécessaire avec le phénomène lui-même. On ne voit pas de raison valable pour que, dans de telles conditions, un parasite laisse indemne un seul individu ; si le fait se produit, on ne saurait l'attribuer à une défense quelconque venant de cet individu.

Le cas de la colonie est un cas limite ; pour une dispersion moyenne, c'est la densité du parasite que l'on doit plutôt envisager. Or, si les conditions climatériques interviennent pour favoriser l'éclosion des nymphes et, par suite, régler la densité, il s'établit néanmoins un balancement nécessaire en dehors de ces conditions : à la suite d'une année de surabondance du parasite, l'espèce ou les espèces victime ne seront représentées que par un tout petit nombre d'individus ; de ceux-ci, fort peu réchapperont, en raison de l'extrême densité des parasites ; mais ces derniers, par contre, vu la pénurie des hôtes, se reproduiront peu, et la diminution s'accentuera l'année suivante comme conséquence de la diminution des hôtes. Un moment viendra donc où la densité du parasite (ou

du prédateur) se trouvera extrêmement faible. Dès lors, un plus grand nombre de larves resteront indemnes, les pontes seront plus abondantes; la densité augmentant du côté des victimes l'infestation deviendra plus facile : le cycle recommence. Ainsi, les diverses formes se maintiennent, plus ou moins abondantes, sans qu'il soit indispensable d'imaginer des moyens actifs de défense, ou des ruses pour l'attaque. De ces formes, quelques-unes peuvent évidemment disparaître, et il en est qui disparaissent.

Remarquons d'ailleurs que le tableau que je viens de tracer n'est qu'un schéma simple ; qu'il corresponde parfois à la réalité, c'est probable, mais que la réalité soit souvent plus complexe, c'est certain. Au parasitisme, au prédatisme s'ajoutent l'hyperparasitisme, l'hyperprédatisme, sans compter que plusieurs parasites ou prédateurs peuvent s'attaquer à une même population. L'analyse intégrale devrait ainsi tenir compte d'un nombre considérable d'éléments en état constant d'interaction : dans cette extrême complexité, l'homochromie me paraît se réduire à un rôle que je crains d'exagérer en le qualifiant d'infime.

V

NOTES SUR LES *HERPETOMONADIDAE* (= *TRYPANOSOMIDAE* DOFLEIN *1911*)

par A. Alexeieff

I. — *Caractères cytologiques et Systématique des Herpetomonadines*

Les Herpetomonadines parasites du sang des Vertébrés présentent un déterminisme parasitaire rigoureux qui comprend le *changement d'hôte*; tant que le cycle évolutif de ces parasites ne sera pas entièrement élucidé, leur systématique sera provisoire. Les difficultés sont déjà moins grandes quand il s'agit des Herpetomonadines parasites des Insectes non piqueurs, tout le développement de ces Flagellés se passant dans un même hôte. Dans l'un et l'autre cas, d'ailleurs, toutes les données cytologiques précises aideront à identifier les diverses formes et même à reconstituer leur cycle évolutif. Parmi les caractères cytologiques les plus

importants, on doit citer en premier lieu le mode de division nucléaire; je passerai rapidement en revue la mitose dans les genres *Trypanosoma* et *Herpetomonas;* je montrerai ensuite que le rhizostyle, dont a voulu faire le caractère particulier d'un seul genre, se trouve chez toutes les Herpetomonadines.

DIVISION NUCLÉAIRE. — Chez le *Trypanosoma Lewisi* c'est une *mesomitose* assez particulière (« pseudomitose » de certains auteurs) où les centrioles plus ou moins nets sont représentés par les corps polaires d'origine caryosomienne. La division nucléaire chez le *T. Brucei* est d'un type haplomitotique assez net; c'est une *crypto-haplomitose* qui présente un étirement du caryosome (« centrosome-nucléole » des Eugléniens) en bâtonnet, et une division précoce de la chromatine périphérique qui forme les deux pseudo-corps polaires.

Le noyau des *Herpetomonas* se divise par une *panmitose*, c'est-à-dire que toute la chromatine est employée pour former un certain nombre (8 à 16) de chromosomes qui se répartissent en deux groupes entre lesquels s'étend un tractus fusorial. Si nous considérons la division nucléaire de « *Rhynchoidomonas luciliae* » PATTON [1] nous verrons qu'elle a lieu suivant le mode panmitotique, mais que les chromosomes restent étroitement agglomérés; dans certains cas on pourrait croire que seul le caryosome se divise, en réalité la chromatine périphérique fait à ce moment partie intégrante de la sphérule chromatique et la division affecte par là même le caractère essentiel de la panmitose. *La mitose de « Rhynchoidomonas luciliæ » s'éloigne notablement de la division nucléaire des Trypanosomes et rappelle au contraire beaucoup celle des Herpetomonas* [2].

RHIZOSTYLE. —[3] La présence de cette formation dans les diverses espèces du genre *Herpetomonas* a été signalée par plusieurs auteurs. On observe le rhizostyle (mis en évidence par coloration négative) dans les figures de SWELLENGREBEL (1911) se rapportant au *Crithidia calliphoræ* SWELLENGREBEL. Cet organite ne manque pas non plus

[1] La signification de cette forme n'est pas encore élucidée. Forme autonome pour certains auteurs, elle ne représenterait à l'avis des autres qu'un stade du développement de *H. muscæ domesticæ*. C'est cette dernière opinion qui me paraît actuellement la plus plausible.

[2] Les excellentes figures de WENYON (1911) montrent le même caractère massif, condensé dans la mitose de *Herpetomonas* (*Leishmania*) *tropica*.

[3] CHATTON et M. LEGER (1911) viennent de montrer que le rhizostyle chez le *Herpetomonas* de *Drosophila confusa* représente le « résidu fusorial » de la division du blépharoplaste. Ils proposent pour le rhizostyle un terme nouveau: *axoplaste*; je ne vois aucun avantage à cette substitution.

chez les représentants du genre *Trypanosoma* ; je l'ai observé chez

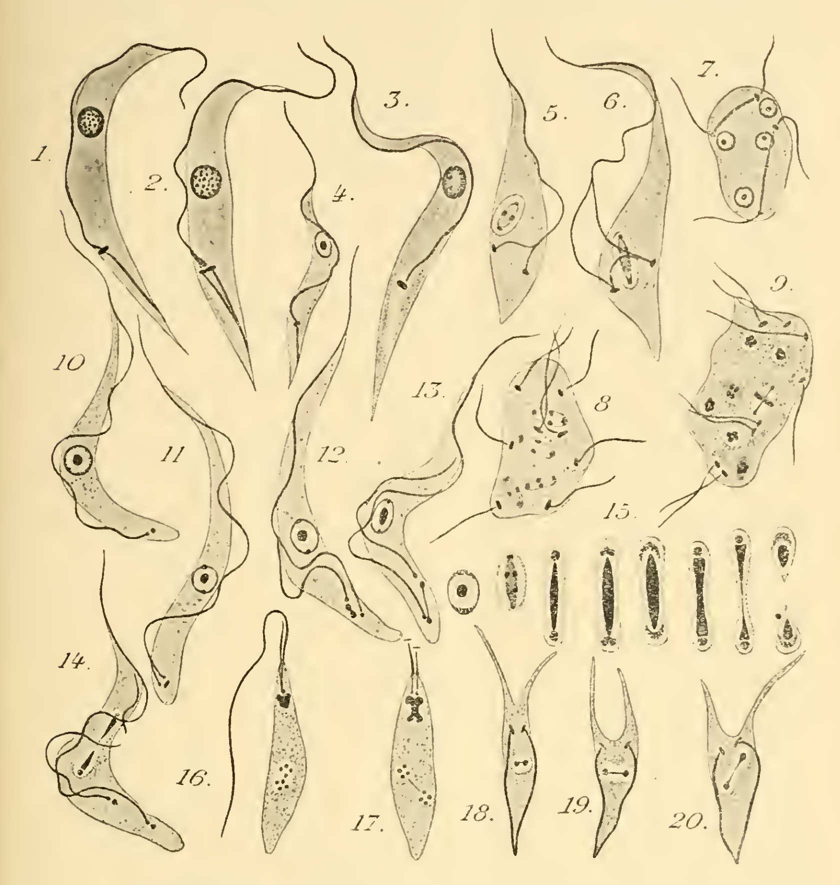


FIG. 1. — 1-9. *Trypanosoma Lewisi* × 1500 ; 1 et 4, individus montrant le *rhizostyle* très net ; 2, rhizostyle double et *racine* flagellaire (= *rhizoplaste*) épaissie ; 3, rhizostyle mis en évidence *négativement* ; 5 et 6, division binaire ; 6, *blépharoplastodesmose* ; 7-9, division multiple ; 7, deux blépharoplastodesmoses ; 9, un des noyaux au stade de la plaque équatoriale, montrant les centrioles et la centrodesmose ; 10-15, *T. Brucei* × 2250 ; 10, individu à l'état végétatif ; 11-14, division du grain basal (*centriole* du *kinetonucleus* pour certains auteurs), du blépharoplaste et du noyau ; 13, blépharoplastodesmose ; 15, quelques aspects du noyau en division ; 16-17. *Herpetomonas muscæ domesticæ* (*H. calliphoræ* SWINGLE, 1911) × 1500 ; 17, tractus fusorial étiré entre les deux noyaux-fils ; 18-20, *Rhynchoidomonas luciliæ* Patton (intestin de *Lucilia sp.*) × 1500 ; 19-20, tractus fusorial ; comparer la disposition de deux bandes sidérophiles avec la fig. 2 où l'on voit le rhizostyle dédoublé au début de la division.

(1-3, coloration au Giemsa après l'exposition aux vapeurs osmiques à l'état humide ; 4-20, fixation au sublimé acétique, coloration à l'hématoxyline ferrique).

le *T. Lewisi* et le *T. Brucei* (où du reste il avait été déjà figuré par PROWAZEK (1905). Conformément à ce que ROSENBUSCH (1909) a décrit

le premier chez les Trypanosomes [1], on voit à la division un tractus [2] s'étendant entre les deux blépharoplastes fils. Je n'ai pas observé les stades de séparation de deux individus fils dont l'examen est nécessaire pour constater si c'est la persistance de la blépharoplastodesmose qui conduit à la formation du rhizostyle, ce qui paraît avoir lieu au moins dans certains cas.

J'ai émis récemment (1911 *a*) l'opinion que le flagelle et le rhizostyle sont des organes homologues. Si le rhizostyle représente la blépharoplastodesmose, cela voudra-t-il dire que cette homologie doive être rejetée ? Nullement : j'espère démontrer ailleurs que les flagelles, *côte* des *Trichomonas*, axostyle-rhizostyle, sont tous homologues entre eux. Pour le moment je me contenterai de faire cette remarque à propos de l'axostyle des *Trichomonas* : Dobell (1909) dans le *T. batrachorum* de la grenouille a montré que l'axostyle résultait de la persistance de la blépharoplastodesmose ; Martin et M. Robertson (1911) montrent par contre que tel n'est pas le mode de formation de l'axostyle chez les *Trichomonas* de la poule ; dans les deux catégories d'individus que j'ai signalées chez le *T. augusta mihi*, tantôt c'est la blépharoplastodesmose qui donne les axostyles, tantôt ces derniers se forment indépendamment. Il ressort déjà de cette seule indication que la *façon* par laquelle le blépharoplaste donne naissance aux diverses organelles, n'a aucune importance. *Flagelle*, *côte*, *axostyle*, *rhizostyle*, sont des organites à fonctions différentes ; qu'ils se forment par la substance blépharoplastique étirée à la division entre les deux blépharoplastes fils, ou par étirement de cette substance en un autre endroit, tous ces organes sont *homologues* ; il n'y a pas de préformation à l'intérieur du blépharoplaste, la différenciation suit l'apparition et ne la précède jamais.

Si nous laissons de côté le *Rhynchoidomonas* dont l'interprétation est très délicate et controversée, nous voyons que le *rhizostyle* et le *rhizoplaste* (= *racine flagellaire*) se trouvent et chez les *Herpetomonas* et chez les *Trypanosoma*. La division nucléaire est différente dans ces deux genres. Cependant, on ne doit pas, pour faire des coupures génériques, se baser sur les caractères tirés du dévelop-

[1] Pour les *Herpetomonas*, c'est Wenyon (1911) qui a bien mis en évidence et coloré *positivement* la blépharoplastodesmose.

[2] Ce tractus peut être considéré soit comme une centrodesmose, soit comme un tractus fusorial suivant la conception que l'on a du blépharoplaste des « Binucléates »; on pourra donner à ce tractus le nom de *blépharoplastodesmose*.

pement; les Flagellés ont une structure relativement complexe et l'on peut donner les diagnoses des genres en prenant en considération les seuls caractères de l'état végétatif. Pour les Herpetomonadines ce sont les caractères dits *d'adaptation* qui se présentent encore comme les meilleurs caractères génériques (présence ou plutôt degré [1] de développement de la membrane ondulante, position du blépharoplaste *qui est corrélative de ce degré de développement*).

Je montrerai ultérieurement l'importance des caractères cytologiques pour la *spécification* dans le groupe des *Herpetomonadidæ*.

II. — *Sur la signification de Rhynchoidomonas luciliæ Patton*

On considère actuellement la membrane ondulante des Trypanosomes comme un caractère purement adaptatif. Les *Herpetomonas*, parasites intestinaux des Insectes, ne présentent pas de membrane ondulante. Ces Flagellés, devenus secondairement sanguicoles, auraient acquis cet organite dans le milieu sanguin. Cette formule, un peu simpliste [2], paraissait conforme à la réalité; l'existence des « vrais » Trypanosomes chez les Muscides non piqueurs et non suceurs de sang, constatée par plusieurs auteurs, viendrait contredire formellement cette manière de voir. Les observations que j'ai pu faire sur le *Rhynchoidomonas luciliæ* Patton (1910) m'ont montré que les « Trypanosomes » des Insectes non piqueurs ne présentent pas les particularités servant à caractériser le genre *Trypanosoma* : 1° ils n'ont pas de membrane ondulante; 2° leur blépharoplaste est anténucléaire.

Les *Calliphora erythrocephala* Mg de Roscoff, examinées au commencement et vers le milieu du mois d'août, m'ont présenté de nombreux individus de *Herpetomonas muscæ-domesticæ* (*H. calliphoræ* Swingle, 1911); ces mouches, disséquées vers la fin du mois d'août, m'ont montré des *Herpetomonas* extrêmement rares, tandis qu'au contraire on y observait une grande quantité de *Rhynchoidomonas*, soit fusiformes, soit à l'état de « têtards » ou de « corpuscules latents » [3]; de plusieurs Lucilies examinées en ce moment,

[1] On pourrait peut-être comparer jusqu'à un certain point le flagelle complexe de certains *Herpetomonas* (filament chromatophile avec un mince ruban cytoplasmique) à la membrane ondulante des *Crithidia* et des *Trypanosoma*; ce serait là une sorte de membrane ondulante tout à fait rudimentaire.

[2] Qu'on se rappelle en effet que les Trypanoplasmes, considérés au début comme parasites exclusifs du sang des Vertébrés, ont été trouvés dans le *tube digestif* des Vertébrés et dans divers organes chez les *Invertébrés*.

[3] Pour explication de ces termes v. : A. Alexeieff, 1911.

deux renfermaient de nombreux *Rhynchoidomonas*, sans présenter un seul *Herpetomonas* [1].

Il est à remarquer que la nature flagellaire de la bande sidérophile qui s'étend chez le *Rhynchoidomonas* depuis le blépharoplaste jusqu'au pôle *fixable*, n'apparaît pas clairement du tout ; en effet cette bande semble à la division du Flagellé se dédoubler *dans toute sa longueur* ce qui n'a jamais lieu pour les flagelles ou même pour le bord épaissi de la membrane ondulante. D'autre part, le processus de la division du *Rhynchoidomonas* présente une particularité tout à fait exceptionnelle pour une Cercomonadine : la division débute par l'extrémité *dépourvue de flagelle*, extrémité considérée par les auteurs comme postérieure. Ces particularités ne sont qu'apparentes. Voici comment on doit interpréter, selon moi, cette forme : le prolongement « flagelliforme » (postérieur pour les auteurs) correspond en réalité à l'extrémité *flagellée*, ce prolongement présente en effet souvent des vestiges du filament flagellaire chromatophile que l'on peut dans les cas favorables, suivre jusqu'au blépharoplaste [2] ; la bande sidérophile serait constituée par le rhizostyle devenu superficiel [3]. En même temps que l'extrémité distale du rhizostyle atteint le pôle fixable du corps, le blépharoplaste se déplace et prend une position juxtanucléaire *tout en restant anténucléaire*. Nous voyons ainsi que l'orientation qu'il faut donner au « *Rhynchoidomonas* » est inverse de celle qui est adoptée par les auteurs (Chatton et Alilaire 1908, Patton 1910, Dunkerly 1911, Roubaud 1911).

Le rhizostyle sert à la fixation du Flagellé, son fonctionnement pendant le stade *Rhynchoidomonas* est tout à fait analogue à celui de *l'axostyle* des Trichomonades.

Les formes correspondant au *Rhynchoidomonas* ont été décrites, généralement en compagnie de *H. muscæ domesticæ*, dans divers Diptères [4]. *Herpetomonas Lesnei* Léger, trouvé par Léger (1903)

[1] On ne doit pas, du reste, attacher une grande importance aux cas d'infection *pure* ou *mixte* ; on ne peut pas, en partant de ces considérations, conclure à l'identité ou à l'autonomie de deux formes observées ; ce ne sont là que des *présomptions*.

[2] Le prolongement flagelliforme atteint une longueur de 30 µ ce qui représente la longueur du flagelle de *H. muscæ domesticæ*.

[3] On pourrait se demander si cette bande ne représente pas le flagelle qui se serait rabattu en arrière comme cela a été observé pour *H. muscæ domesticæ* par Miss Mackinnon (1910). Cependant si ce processus avait lieu ici, le flagelle très long de *H. m.-d.* dépasserait en arrière le corps du Flagellé, ce qui n'est jamais le cas.

[4] Le stade rappelant celui des « têtards » a été signalé par Swingle (1908) dans l'évolution de *Crithidia melophagia*.

dans *Dasyphora pratorum* représente probablement le « *Rhynchoidomonas* ». Le stade *Rhynchoidomonas* existe dans l'évolution de *Herpetomonas* de *Drosophila confusa* (« *Trypanosoma* » *drosophilæ* Chatton et Alilaire, 1908). Wenyon (1911) a observé cette forme chez les mouches domestiques de Bagdad. *Elle existe enfin chez la*



Fig. II. — 1, *Herpetomonas muscæ domesticæ* (*H. calliphoræ* Swingle) montrant le rhizostyle bien développé ; 2 et 3, *stade Rhynchoidomonas* montrant la regression du flagelle (ou celle du rhizostyle ?) ; 4, forme de division (remarquer *l'inégalité des prolongements flagelliformes*) ; 5 et 6, « têtards » ; 7, corpuscule latent ; 8, petite forme flagellée reliant le stade *Rynchoidomonas* au stade de *Herpetomonas* adulte.

(×1500. Sublimé acétique, hématoxyline au fer).

Glossina palpalis. Si l'on examine en effet les figures de Roubaud [1] se rapportant à un Trypanosome « sans aucune différenciation flagellaire » on y reconnaît le stade *Rhynchoidomonas* avec ses divisions tout à fait caractéristiques [2] (fig. 6 et 7 de la pl. IV).

[1] Roubaud, (1909), pl. IV, fig. 1-18

[2] Roubaud n'a pas figuré le rhizostyle, mais il ne l'a pas non plus mis en évidence dans les corpuscules latents de son « *Cystotrypanosoma intestinalis* » (= *Rhynchoidomonas luciliæ*). Du reste Patton (1910) insiste sur la difficulté que l'on éprouve à colorer cette formation (*contractile band*) avec le Giemsa.

Les figures 1 à 10 de la planche VIII, rapportées par Roubaud (1909) au *Trypanosoma Cazalboui* rappellent beaucoup le *Rhynchoidomonas*.

On peut aussi penser que le *Trypanosoma Grayi* Novy (au moins en partie) représente le stade *Rhynchoidomonas* ; il est fort probable que sous le nom *T. Grayi* les cycles évolutifs de plusieurs Flagellés (*T. gambiense* et un autre Trypanosomide) ont été confondus.

Dunkerly (1911) interprète la forme *Rhynchoidomonas* comme un stade du cycle évolutif de *H. muscæ domesticæ*, dont le blépharoplaste rétrograderait jusqu'à devenir postnucléaire. En me basant sur des raisons tout à fait différentes, j'ai été amené à concevoir la filiation entre le stade flagellé du *Herpetomonas* et le stade à flagelle regressé ou *stade Rhynchoidomonas*, le blépharoplaste restant anténucléaire pendant ces deux stades.

Je ne me dissimule pas que cette interprétation du *Rhynchoidomonas* soulève quelques difficultés. Quoiqu'il en soit, on ne peut pas, il me semble, considérer cette forme comme un « vrai » Trypanosome. En effet, si les recherches ultérieures démontrent que c'est une forme autonome qui n'a rien à voir avec le cycle évolutif de *Herpetomonas muscæ-domesticæ*, le mode de la division du corps cytoplasmique [1] et celui de la division nucléaire éloignent le *Rhynchoidomonas* notablement des Trypanosomes typiques; cette Herpetomonadine des Insectes devra alors porter le nom de *Rhynchoidomonas* (ou *Crithidia*) *Lesnei* (Léger).

L'importance de cette forme pour la question de la « philogénie des Trypanosomes » est très grande. Astrogildo Machado (1911) a fait récemment une étude cytologique très soignée de *Trypanosoma rotatorium* de *Leptodactylus ocellatus*; les figures se rapportant aux formes culturales de ce Trypanosome présentent au stade *Herpetomonas* [2], ou plus exactement *Crithidia*, ainsi qu'au stade *Trypanosoma* une ressemblance frappante avec le « *Rhynchoidomonas* ». Les petites formes arrondies, observées par cet auteur dans les cultures vers le 3e jour, sont exactement comparables aux petites formes flagellées qui dérivent des corpuscules latents chez le *Rhynchoidomonas* (comparer à ce sujet les figures 44 et 45 de la pl. 8 du mémoire d'Astrogildo Machado avec ma fig. II, 8).

L'étude du *Rhynchoidomonas* nous fournit un nouvel exemple de la complication très grande du cycle évolutif des Herpetomonadines. En somme, l'identité entre les *Trypanosoma* et les *Herpeto-*

[1] Cependant dans certains cas l'extrémité fixable parait se diviser de très bonne heure (comme cela est la règle pour l'extrémité flagellée), mais ensuite les deux moitiés restent accolées par un phénomène d'adhésion capillaire.

[2] Ces formes avaient déjà été décrites par Bouet (1906), et ensuite par Doflein (1910).

monas, soutenue par Novy, apparaît comme assez plausible, mais cependant malgré l'abondance de documents amoncelés pendant ces quelques dernières années, cette manière de voir est loin d'être démontrée. Il faut espérer que nous sommes à la veille de la solution de ce problème complexe compris dans l'expression « philogénie des Trypanosomes ». Je compte revenir prochainement sur le « problème des Trypanosomes » et je montrerai alors qu'il y a trois questions à distinguer dans ce problème : 1° Affinités des Trypanosomes avec les formes libres ; 2° Rapports entre les *Herpetomonas* et les *Trypanosoma* ; 3° La troisième question, très proche de la précédente, consiste à savoir si le changement d'hôte chez les *Trypanosoma* correspond à une alternance de deux phases du développement (*Schizogonie* et *Sporogonie*) aussi bien définie que celle qui existe, par exemple, chez les parasites du paludisme.

28 Décembre 1911.

(*Laboratoire d'Anatomie comparée à la Sorbonne*)

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1911 ALEXEIEFF (A). Sur les Cercomonadines intestinales de *Calliphora erythrocephala* Mg et de *Lucilia sp.* (*C. R. Soc. Biol.* Paris, T. 71).

1911 *a* ALEXEIEFF (A.). Sur la famille *Cercomonadina* Bütschli *emend.* (*non Cercomonadidæ* Kent). (*C. R. Soc. Biol.* Paris, T. 71).

1906 BOUET (J). Culture du Trypanosome de la grenouille (*Trypanosoma rotatorium*). (*Ann. de l'Institut Pasteur*, T. 20).

1908 CHATTON (E). et T. ALILAIRE. Coexistence d'un *Leptomonas* (*Herpetomonas*) et d'un *Trypanosoma* chez un Muscide non vulnérant, *Drosophila confusa* Stæger. (*C. R. Soc. Biol.* Paris, T. 64).

1911 CHATTON (E). et M. LEGER. Sur l'axostyle ou axoplaste des Trypanosomides des Insectes. (*C. R. Soc. Biol.* Paris, T. 71).

1909 DOBELL (C.-C). Researches on the intestinal Protozoa of frogs and toads (*Quart. Journ. of Misr. Sc.*, vol. 53 January).

1910 DOFLEIN (F.). Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. VI. Experimentelle Studien über die Trypanosomen des Frosches (*Arch. f. Protistenk.*, Bd 19).

1911 DUNKERLY (J.-S). On some stages in the Life-History of *Leptomonas muscæ domesticæ*, vith some Remarks on the Relationships of the Flagellate Parasites of Insects. (*Quart. Journ. of Micr. Sc.*, vol. 56 June).

1903 Léger (L). Sur quelques Cercomonadines nouvelles ou peu connues parasites de l'intestin des Insectes. (Note préliminaire). (*Arch. f. Protistenk.*, Bd 2).

1911 Machado (A). Zytologische Untersuchungen ueber *Trypanosoma rotatorium* Gruby. (*Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, T. III, Fasc. 1).

1910 Mackinnon (D.-L). Herpetomonads from the alimentary tract of certain dung-flies. (*Parasitology*, Vol. III, No 3).

1911 Martin (C.-H). et M. Robertson. Further Observations on the cæcal Parasites of Fowls, vith some Reference to the rectal Fauna of other vertebrates. (*Quart. Journ. of Micr. Sc.* vol. 57, August).

1910 Patton (W.-S). *Rhynchomonas luciliæ, nov. gen. nov. spec.* A new flagellate parasitic in the malpighian tubes of *Lucilia serenissima* Walk. (*Bull. Soc. Path. exotique*, Nos 5 et 7).

1905 Prowazek (S. von). Studien über Säugetiertrypanosomen. (*Arb. a. d. Kais. Gesund.*, Bd 22).

1909 Rosenbusch (F.). Trypanosomenstudien. (*Arch. f. Protistenk.* Bd 15).

1909 Roubaud (E). La *Glossina palpalis*, R. Desv. : sa biologie, son rôle, dans l'étiologie des Trypanosomiases. (*Thèse Fac. Sc. Paris*, Juin).

1911 Roubaud (E). Cystotrypanosoma intestinalis *n. sp.* ; trypanosome vrai a reproduction kystique, de l'intestin des mouches vertes (*Lucilies*) de l'Afrique tropicale. (*C. R. Soc. Biol.* Paris, T. 71).

1911 Swellengrebel (N.-H). Note on the morphology of *Herpetomonas* and *Crithidia*, with some remarks on « physiological degeneration ». (*Parasitology*, vol. IV, No 2).

1909 Swingle (L.-D). A study on the life-history of a flagellate (*Crithidia melophagi*, n. sp.) in the alimentary tract of the sheep-tick (*Melophagus ovinus*). (*Journ. Infect. Dis.*, vol. 6).

1911 Swingle (L.-D). The transmission of *Trypanosoma lewisi* by rat-fleas (*Ceratophyllus* sp. and *Pulex* sp.), with short descriptions of three new Herpetomonads. (*Journ. Infect. Dis.*, vol. 8).

1911 Wenyon (C.-M).Oriental sore in Bagdad together with observations on a Gregarine in *Stegomyia fasciata*, the Hæmogregarine of Dogs and the Flagellates of house flies. (*Parasitology*, vol. IV, No 3).

VI

BIBLIOTHÈQUE DU LABORATOIRE ARAGO[1]

MÉMOIRES ET VOLUMES ISOLÉS

W *(Suite)*

Wijhe (W. van). — Ueber die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam, 1882.

Wijhe (J.-W. van). — A new method for demonstrating cartilaginous mikroskeletons. Amsterdam, 1902.

Willem (V.). — Note sur le procédé employé par les Gastéropodes d'eau douce pour glisser à la surface du liquide. Bruxelles, 1888.

Willem (V.). — Note sur l'existence d'un gésier et sur sa structure dans la famille des Scolopendrides. Bruxelles, 1889.

Willem (V.). — Sur les perceptions dermatoptiques, résumé historique et critique. Paris, 1891.

Willemoes-Suhm (R. von). — Helminthologische Notizen. 1. Zur Entwickelung von *Schistocephalus dimorphus* Creplin. Leipzig, 1868.

Willemoes-Suhm (R. von). — Biologische Beobachtungen über niedere Thiere. Leipzig, 1871.

Williamson (W.-Cr.). — On the recent *Foraminifera* of Great Britain. London, 1858.

Wilson (E.-B.). — Considerations on cell-lineage and ancestral reminiscence, 1898.

Wilson (E.-B.). — Experimental studies in germinal localization. I. The germ-regions in the egg of *Dentalium*. Baltimore, 1904.

Wilson (H.-V.). — On a new Actinia, *Hoplophoria coralligens*. Baltimore, 1889.

Wilson (H.-V.). — The embryology of the sea Bass (*Serranus atrarius*). Washington, 1891.

Wintrebert (P.). — L'ontogénèse en dehors du système nerveux, la sensibilité primitive, l'établissement des fonctions nerveuses chez les Batraciens. Paris, 1905.

Wintrebert (P.). — De l'influence des eaux radioactives de Plombières sur la croissance et la métamorphose des larves de *Rana viridis*. Paris, 1906.

[1] Voir Notes et Revue, [3] Tome ix, nos 2, 3, 4, 5. [3] Tome x, nos 2, 3, 6, 7. [4] Tome i, nos 1, 2, 5, 8, 9. [4] Tome ii, nos 2, 4, 7, 8, 11. [4] Tome iii, nos 1, 2, 4, 5, 7. [4] Tome iv, no 2. [4] Tome v, nos 1, 3, 4. [4] Tome viii, no 1, 2, 3, 4. [4] Tome ix, no 1. [5] Tome I, no 2, et 3. [5] Tome ii, nos 1 et 2. [5] Tome v, no 1, 3, 5 et 6. [5] Tome vi, no 1 et 2. [5] Tome vii, no 1. [5] Tome IX, no 1.

Wintrebert (P.). — Etudes expérimentales et anatomiques chez les Batraciens. Paris, 1906.

Wirén (A.). — Om cirkulations och digestions-organen. Stockholm, 1885.

Wirén (A.). — *Hæmatocleptes terebellidis*, nouvelle Annélide parasite de la famille des Euniciens. Stockholm, 1886.

Wirén (A.). — Mittheilungen über den Bau des *Chætoderma nitidulum*. (Lovén). Stockholm, 1890.

Wirén (A.). — Om Blodet och Blodomloppet hos *Glycera alba* H. R. Stockholm, 1890.

Wirén (A.). — Studien über die Solenogastren, *Chætoderma productum*, *Neomenia*, *Proneomenia acuminata*. Stockholm, 1892.

Wirén (A.). — Monographie des *Chætoderma nitidulum* Lovén. Stockholm, 1892.

Wirén (A.). — Ueber die Selbstverstümmelung bei *Carcinus maenas*. Upsal, 1896.

Paru le 30 Janvier 1912.

Les directeurs :

G. Pruvot et E.-G. Racovitza.

Eug. Morieu, Imp.-Grav., 29, Rue Delambre Paris (XIVe) — Téléph. : 704-75

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Professeur à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

5e Série T. IX. NOTES ET REVUE 1912. N° 3.

VII

NÉCESSITÉ DE RETIRER LA GRÉGARINE DE LA CARIDINE (*CEPHALOIDOPHORA CUENOTI* MERCIER) DU GENRE *CEPHALOIDOPHORA*

par L. MERCIER

LÉGER et DUBOSCQ (1909), dans leur beau mémoire sur la sexualité chez les Grégarines, ont consacré un chapitre spécial à l'étude des Grégarines des Crustacés ; ils insistent sur le fait qu'actuellement on ne connaît les germes que d'un petit nombre d'espèces. Celles-ci se rapportent à trois types : *Aggregata*, *Porospora* et *Cephaloidophora*. [1]

Dans un autre travail (1911 *a*), les deux savants protistologistes ont émis une hypothèse très séduisante au sujet de relations possibles entre *Porospora* et *Cephaloidophora*, hypothèse qui donne un intérêt tout particulier à l'étude des Grégarines classées dans ces deux

[1] *Cephaloidophora* MAVROD. = *Frenzelina* LÉG. et DUB., car LÉGER et DUBOSCQ (1911 a) ont reconnu d'une part que le genre *Frenzelina* préoccupé ne peut être maintenu pour les Grégarines, et d'autre part que MAVRODIADI (1908) avait proposé le genre *Cephaloidophora* pour des Grégarines des Balanes, qui « semblent bien correspondre » à leurs *Frenzelina*.

genres. Ils se demandent « si *Cephaloidophora* et *Porospora* ne tomberont pas en synonymie, *Porospora* représentant la schizogonie et *Cephaloidophora* la gamogonie d'un même cycle ».

Pour résoudre la question ainsi posée, deux méthodes s'offrent à l'expérimentateur :

1° Prendre des lots de Crustacés susceptibles d'héberger des *Porospora* (Homard, *Eriphia spinifrons* [1], *Carcinus mænas* [2] *Portunus depurator*, etc.) et, après s'être assuré que ceux-ci ne sont pas parasités, tenter leur infection à l'aide de kystes provenant de différentes espèces de *Cephaloidophora*.

2° Faire, sans idée préconçue, [3] une étude complète du cycle évolutif des différentes espèces du genre *Cephaloidophora*. Il est de toute évidence que si le cycle de ces Grégarines comporte un hôte unique et un seul type de germes, l'hypothèse émise par LÉGER et DUBOSCQ n'est pas justifiée. (Dans le cas contraire on est forcément ramené à vérifier l'hypothèse par la première méthode).

Pour ma part, c'est à cette seconde méthode que j'accorde la préférence; mais pour qu'elle puisse donner tous les résultats que l'on est en droit d'attendre d'elle, il est indispensable que la diagnose du genre *Cephaloidophora* soit parfaitement établie.

SOKOLOW (**1911**) classe le genre *Cephaloidophora* MAVROD. dans la famille des Sténophorides ; de sorte que, d'après cet auteur, les caractères du genre peuvent être formulés de la façon suivante : formes à développement intracellulaire, sporocystes ovoïdes non réunis en chapelets ; épimérite réduit; parfois association par deux individus. Parasites de l'intestin de Crustacés.

D'autre part, LÉGER et DUBOSCQ ayant admis que *Frenzelina* tombe en synonymie avec *Cephaloidophora*, on se trouve également en présence de la diagnose que ces auteurs ont donné (**1909**) de leur genre *Frenzelina* : « Trophozoïtes à accouplement précoce du type

[1] de BEAUCHAMP (**1910**) a constaté que ce Crabe, à Saint-Jean-de-Luz, est presque constamment infecté par une *Porospora, P. Legeri* de BEAUCHAMP.

[2] LÉGER et DUBOSCQ (**1911** a et b) viennent de signaler trois nouvelles espèces de *Porospora : P. portunidarum, P. Maraisi, P. pisæ.*

[3] En disant cela, je n'ai pas un seul instant l'idée de nier l'heureuse influence que peuvent avoir les « hypothèses de travail ». En effet, il y a bien longtemps déjà que GIARD (**1887**. La castration parasitaire. *Bulletin scientifique, p. I*) a rappelé cette phrase de MAREY : « Quoi qu'on ait pu dire sur les avantages qu'il y a pour l'expérimentateur de n'avoir pas d'idée préconçue, il est démontré, par des exemples innombrables, qu'on laisse souvent échapper les phénomènes qu'on ne s'attendait pas à rencontrer et que l'observation est bien plus intense et bien plus fructueuse quand le chercheur sait d'avance ce qu'il doit trouver et qu'il s'acharne à le trouver malgré de premiers insuccès ».

clepsidrinien. Kystes sans sporoductes. Sporocystes ovoïdes à arête équatoriale Parasites de l'intestin de Crustacés. »

Or, je viens de faire connaître récemment (1911-1912) deux Grégarines de Crustacés que j'avais cru pouvoir rapporter au genre *Cephaloidophora* [1] ; l'une *C. Cuenoti* est parasite de la Caridine, l'autre *C. talitri* vit dans le tube digestif du Talitre. La première de ces deux Grégarines est toujours extracellulaire, piquée, au stade céphalin, à une cellule du tube digestif de son hôte par son épimérite cylindrique ; la seconde, au contraire, présente au cours du développement une phase intracellulaire tout comme *C. fossor* Lég. et Dub. et *C. maculata* Lég. et Dub.

Cette remarque est suggestive ; en effet, on doit se demander s'il est possible de maintenir dans un même genre des espèces, répondant il est vrai à une diagnose donnée, mais dont l'étude du développement révèle une telle différence. Bien que l'existence d'une phase intracellulaire n'indique qu'un type de développement d'acquisition secondaire (Lühe 1904, Léger 1906), je ne crois pas que la Grégarine de la Caridine, malgré les caractères des kystes et des sporocystes, soit une *Cephaloidophora*. J'irai même plus loin, je dirai que cette Grégarine et le genre *Cephaloïdophora*, tel que Léger et Duboscq paraissent le comprendre actuellement, doivent prendre place dans des familles différentes. La Grégarine de la Caridine, par ses caractères que je ferai connaître très prochainement dans le détail, est une *Clepsidrinide* (=Grégarinide), alors que le genre *Cephaloidophora*, ou prendra place dans les Sthénophorides (Léger et Duboscq 1909 ?, Sokolow 1911), ou formera une famille à part (Léger et Duboscq 1909), ou tombera en synonymie avec le genre *Porospora* (Léger et Duboscq 1911 a).

Les Grégarines polycystidées des Crustacés qui s'accouplent pour donner des kystes libres intestinaux ne constituent donc pas un groupement homogène. De plus, les faits sont là pour le prouver, toute étude systématique n'aura de valeur qu'autant que le cycle des espèces considérées aura été établi, tout au moins dans ses grandes lignes. Si l'on néglige ce point, l'étude de ces Grégarines des Crustacés fera certainement renaître les hésitations déjà éprou-

[1] Je ne connais pas le mémoire original de Mavrodiadi écrit en russe : (*Mémoires d. l. Soc. d. Nat. d. l Nouvelle Russie* (*Odessa*) T. XXXII ; p. 101) d'autre part le travail de Sokolow (5 sep. 1911) est postérieur de quelques mois à ma note sur la Grégarine de la Caridine.

vées lors du classement de certaines Grégarines propres aux Diplopodes. En effet, jusqu'en 1904 les genres *Cnemidospora* (Grégarine parasite du tube digestif de *Glomeris* sp.) et *Stenophora* (Grégarines du tube digestif de nombreux Diplopodes) étaient considérés comme appartenant à la famille des Clepsidrinides. Puis parut le travail de Léger et Duboscq (**1904**) relatif à de nombreuses espèces du genre *Stenophora* ; étude très complète qui permit aux auteurs de faire de ce genre le type d'une famille nouvelle, celle des Sténophorides, dont la diagnose très précise ne devrait permettre aucune hésitation, si les chercheurs voulaient bien s'attacher à en réunir tous les éléments. [1] En particulier, les Sténophorides possèdent un développement intracellulaire, tandis que *Cnemidospora lutea* Schn., la seule espèce certaine du genre, présente un long épimérite implanté dans la cellule hospitalière (Schneider **1886**).

Le parallélisme, qui existe entre la systématique de ces Grégarines des Diplopodes et celle des Grégarines de Crustacés qui nous occupent, est certainement très frappant. Aussi, de même que le développement intracellulaire des *Stenophora* a été un puissant argument en faveur de leur séparation des Clepsidrinides, de même le développement extracellulaire de la Grégarine de la Caridine ne permet pas de la réunir à *C. fossor*, à *C. maculata* et à *C. talitri*.

En présence de cette conclusion, que je crois bien acquise, il est de toute nécessité de rechercher si parmi les Grégarines de Crustacés, il existe un genre de Polycystidées, autre que *Cephaloidophora* dont la diagnose soit suffisamment certaine pour permettre d'y faire rentrer la Grégarine de la Caridine ; sinon, je serai dans la nécessité de créer pour elle un nouveau nom générique.

Or, les espèces se rapportant aux trois types *Aggregata*, *Porospora* et *Cephaloidophora* étant mises à part, nous ne savons que peu de choses des autres Grégarines de Crustacés (*Didymophyes*, *Gregarina*, *Monocystis*, *Zigocystis*, *Callyntrochlamis*, *Ganymedes*).

C'est ainsi par exemple, comme Léger et Duboscq (**1909** et **1911** a) l'ont d'ailleurs fait remarquer, que le genre *Didymophyes* est si mal

[1] Sokolow (**1911**) dans sa liste des Grégarines décrites depuis 1899 cite dans le genre *Cnemidospora*, *C. spiroboli* (Crawley). Or Crawley (**1903** a et b) avait successivement fait de cette Grégarine une *Stenophora* et une *Cnemidospora*. Léger et Duboscq (**1904**) font remarquer que *Cnemidospora spiroboli* (Crawley **1903** b) doit rester dans le genre *Stenophora* auquel Crawley (**1903** a) l'avait rapporté tout d'abord. Ces auteurs pour justifier leur façon de voir, s'appuient sur le fait que les sporocystes de cette Grégarine ont les caractères typiques du genre *Stenophora*.

caractérisé « qu'on y a inclus des Grégarines de Coléoptères voisines des Clepsidrinides et des Grégarines de Crustacés, *Cephaloidophora* ou *Porospora*, qui n'ont que des affinités lointaines avec les premières ». Il en est de même pour le genre *Callyntrochlamys* que Labbé (1899) catalogue, faute de données, dans ses genres incertains d'Acephalina. Or, il faut noter que Dogiel (1910), ayant repris l'étude de *Callyntrochlamys phronimæ* Frenz, a constaté l'existence d'un protomérite ; de sorte que cette Grégarine est une dicystidée. Enfin, je ferai remarquer que Julian S. Huxley (1910) a signalé une très curieuse Grégarine qui vit chez *Anaspides tasmaniæ*, Crustacé des eaux douces de la Tasmanie. Cette Grégarine, à laquelle l'auteur a donné le nom de *Ganymedes anaspidis*, présente un certain nombre de particularités communes avec la Grégarine de la Caridine. Mais il est inutile, pour l'instant, de discuter ces points de ressemblance étant donné le peu de précision des documents que nous possédons sur *G. anaspidis* et l'évolution que l'auteur lui assigne dans le foie du Crustacé hôte.

La situation est donc la suivante : d'une part, des genres mal caractérisés et certainement provisoires ; d'autre part une Grégarine, celle de la Caridine, dont les caractères sont les suivants : Grégarine polycystidée de forme allongée, à trophozoïtes à accouplement précoce du type clepsidrinien. Le deutomérite du satellite présente un segment atrophique en forme d'appendice. Epimérite régulier simple, de forme cylindrique. Kystes ovoïdes sans appareil de dissémination. Sporocystes sensiblement sphériques à arête équatoriale très faiblement marquée, non réunis en chapelets.

Il est donc nécessaire de créer pour la Grégarine de la Caridine un nouveau genre et je propose le nom d'*Uradiophora* (de Οὐράδιον petite queue, et φέρω je porte) ; pour l'instant, les caractères du genre sont ceux de l'unique espèce qu'il renferme. Le nom d'*Uradiophora* est destiné à rappeler la particularité morphologique propre au satellite.

Chez celui-ci, en effet, dès qu'il s'est fixé au primite, l'extrémité postérieure du deutomérite présente un étranglement qui, s'accentuant, détermine la formation d'un segment, sorte de petite queue. Pendant que le satellite continue à grandir, son appendice présente des signes indiscutables d'atrophie qui se traduisent par la vacuolisation du cytoplasme.

En résumé, la création du genre *Uradiophora* est, je crois, suffisamment justifiée ; et le fait de retirer la Grégarine de la Caridine (*Uradiophora Cuenoti* Mercier) du genre *Cephaloidophora* laisse entière l'hypothèse si séduisante formulée par Léger et Duboscq.

Laboratoire de zoologie, Nancy.

AUTEURS CITÉS.

1910. Beauchamp (Paul de). Sur une Grégarine nouvelle du genre Porospora. (*C. R. Ac. Sc. Paris.* T. 151, 28 nov.)

1910. Dogiel (Valentin). Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen (*Arch. f. Protist.* T. XX p. 60).

1910. Huxley (Julian S.) On Ganymedes anaspidis (nov. gen., nov. sp.) a Gregarine from the digestive tract of Anaspides tasmaniæ (Thompson). (*Quart. Journ. of microscop. Sc.*, T. 55. p. 155).

1899. Labbé (Alphonse). Sporozoa. (*Das Tierreich.* 5 Lief. Berlin).

1906. Léger (Louis). Etude sur Tæniocystis mira Léger, Grégarine métamérique. (*Arch. f. Protist.* T, VII. p. 307).

1904. Léger (L). et O. Duboscq. Nouvelles recherches sur les Grégarines et l'épithélium intestinal des Trachéates (*Arch. f. Protist.* T. IV. p. 335).

1909. Léger (L). et O. Duboscq. Etudes sur la sexualité chez les Grégarines. (*Arch. f. Protist.* T. XVII. p. 19).

1911 a. Léger (L.) et O. Duboscq. Deux Grégarines de Crustacés. Porospora portunidarum Frenz. et Cephaloidophora maculata n. sp. (*Arch. zool. exp.* (5) T. VI N. et R. p. LIX).

1911 b. Léger (L). et O. Duboscq. Deux nouvelles espèces de Grégarines appartenant au genre Porospora (*Annales de l'Univers. de Grenoble* T. XXIII).

1904. Lühe (M). Bau und Entwicklung der Gregarinen. (*Arch. f. Protist.* T. IV, p, 88).

1911. Mercier (Louis), Cephaloidophora Cuenoti n. sp. Grégarine parasite du tube digestif de la Caridine. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXI p. 51).

1912. Mercier (Louis). Cephaloidophora talitri n. sp. Grégarine parasite du Talitre. (*C. R. Soc. Biol.*, T. LXXII, p. 38).

1886. Schneider (Aimé). Etudes sur le développement des Grégarines. (*Tab. zool.* T. I p. 81).

1911. Sokolow (B). Liste des Grégarines décrites depuis 1899. (*Zool. Anzeig.* T. XXXVIII p. 277 et 304).

VIII

OBSERVATIONS SUR L'ACCOUPLEMENT DES ARAIGNÉES

par Lucien Berland
Laboratoire Arago (Banyuls-sur-Mer)

L'accouplement des Araignées a déjà fait l'objet d'un grand nombre de travaux, au nombre desquels il convient de citer plus spécialement ceux de Menge, Mac-Cook, Montgomery, G. W. et E. G. Peckham et un travail tout récent de A. Petrunkevitch.

On sait que cet accouplement présente des modalités très différentes, qui peuvent se ramener à trois types principaux. Le ♂ peut se tenir sur le dos de la ♀ et passer ses pattes-mâchoires des deux côtés de l'abdomen (*Lycosa*) ; ou bien il peut se tenir accroché à la face ventrale de la ♀, ce qui se produit par exemple quand le ♂ est beaucoup plus petit (*Gasteracantha*, *Nephila*); enfin, les deux animaux peuvent se placer face-à-face, le ♂ s'introduisant plus ou moins sous la ♀ (*Dugesiella*, *Eurypelma*, etc...) Deux observations d'un accouplement appartenant à ce dernier mode et que j'ai pu faire sur des espèces propres à la faune méditerranéenne, sont l'objet de la présente note.

D'autre part, les phénomènes qui s'accomplissent pendant la période d'activité génitale peuvent se subdiviser en trois groupes : 1° la construction de la toile spermatique du ♂, et le procédé par lequel celui-ci remplit ses bulbes de spermatozoïdes ; 2° les préliminaires de l'accouplement [1], lorsque les deux sexes se sont rencontrés; 3° l'accouplement proprement dit.

Je n'ai pas vu le premier de ces phénomènes, les ♂ que j'ai capturés ayant déjà leurs bulbes remplis de sperme.

I. *Dysdera erythrina* var *provincialis* E. Simon.

Les individus de cette espèce se rencontrent en grande abondance, les ♀ surtout, sous les pierres, dans la région de Banyuls. Le bulbe du ♂ est très simple, sans pièces accessoires. A son intérieur on peut voir, par transparence, un tube en serpentin renfermant les

[1] Ces phénomènes sont appelés *Courtship* par les auteurs anglais.

spermatozoïdes, fortement agglomérés en une masse cylindrique occupant toute la longueur de ce tube, et à laquelle leurs têtes donnent une apparence granuleuse.

Deux individus, capturés le 16 Décembre, sont mis le 17 à 6 heures du soir dans la même cage. Ils ne paraissent pas se rechercher, et rien, dans leur attitude, n'indique qu'ils se doutent de leur proximité. Le ♂ erre sans but défini, lorsqu'il rencontre la ♀, il s'arrête brusquement et les préliminaires de l'accouplement

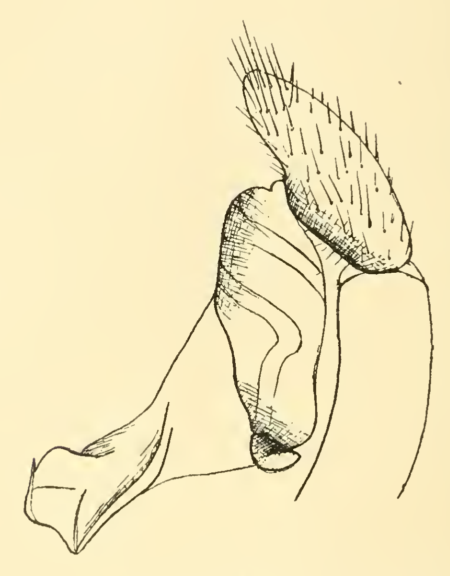


Fig. 1. — *Dysdera erythrina* var *provincialis* E. Simon. Tarse et bulbe du ♂.

ont lieu de la façon suivante : les deux animaux se placent face-à-face, le ♂ passe immédiatement ses deux pattes de la première paire par dessus la ♀ et cherche à lui implanter ses griffes dans l'abdomen, afin de la maintenir, pendant qu'avec les tarses de ses pattes de la deuxième paire, il lui caresse doucement les flancs et la région épigastrique. Tous les deux ont les chélicères largement ouvertes, comme s'ils étaient prêts à se mordre ; la ♀ surtout paraît agressive ; effectivement, si elle n'est pas disposée à s'accoupler, elle menace le ♂, l'attaque, cherche à se dégager et comme en général elle est plus vigoureuse que lui, elle y réussit.

Quant au ♂, tant qu'il est dans la période d'excitation génitale, il renouvelle ses tentatives d'accouplement avec toutes les ♀ qu'on lui procure, qu'elles soient adultes ou immatures, fécondées ou non, et même, dans un cas, j'ai vu un ♂ se saisir d'un autre ♂ plus faible et lui faire les caresses nuptiales.

Si la ♀ est bien disposée, au bout de quelque temps les caresses du ♂ semblent la réduire à un état en quelque sorte hypnotique. Elle ferme ses chélicères, devient à peu près inerte et cesse de résister. Le ♂ passe alors par dessus son céphalothorax les pattes de la deuxième paire, qui concourent, avec celles de la première paire à la maintenir et à la tirer vers lui [1]. Puis il s'avance peu-à-peu, jusqu'à ce que son céphalothorax soit entièrement sous celui de la ♀. Ses pattes-mâchoires sont étendues et on le voit qui, à l'aide de ses deux bulbes, cherche pendant quelque temps l'orifice vulvaire. Quand il l'a trouvé, les deux bulbes y sont insérés *simultanément* [2].

Pendant que l'accouplement a lieu, la ♀ ne fait aucun mouvement, si ce n'est d'agiter faiblement ses pattes. Il en est de même du ♂ qui fait en outre quelques légers mouvements des pattes-mâchoires, dont les contractions musculaires doivent sans doute aider à l'émission du sperme. J'ai remarqué aussi que les épines des pattes du ♂ devenaient mobiles à ce moment, c'est-à-dire que toutes les épines d'une patte se soulèvent et s'abaissent simultanément et rythmiquement. Les deux animaux sont d'ailleurs étrangers à tout ce qui se passe autour d'eux. On peut les regarder, les toucher, les déplacer sans qu'ils s'en inquiètent et une fois même, j'ai vu un couple tomber sur le dos sans se séparer.

La durée de l'accouplement, dans les cas que j'ai observés, variait de 5 à 30 minutes.

Alors le ♂ retire ses bulbes, soit ensemble, soit l'un après l'autre et les deux animaux se séparent brusquement, les pattes étendues et les chélicères menaçantes. Quelquefois à l'accouplement fait suite une bataille et il arrive même que ce soit le ♂ qui poursuive la ♀. Je n'ai pas observé que le premier soit dévoré, mais cela serait fort possible dans cette espèce dont les mœurs sont assez féroces; deux individus enfermés ensemble se battent infailliblement, quel que

[1] Le ♂ maintient la ♀ si énergiquement que ses griffes tarsales laissent à celle-ci une impression très profonde dans les téguments abdominaux.

[2] L'insertion simultanée des deux bulbes est caractéristique des Araignées qu'on a réunies sous le nom d'*Haplogynes* (E. Simon. *Histoire naturelle des Araignées*, t. I, p. 260).

soit leur sexe, et à tel point que parfois tous les deux meurent de leurs morsures. Pour la ♀, le ♂ avec qui elle s'est accouplée devient un étranger et, si elle est plus forte que lui, une proie très normale.

En général, la ♀ déjà fécondée refuse le ♂ et quand celui-ci fait des tentatives d'approche, elle le bat et le chasse. Cependant j'en ai vu qui acceptaient un second accouplement. Quant au ♂ il s'accouple plusieurs fois pourvu qu'on lui laisse un certain temps de repos. Un ♂ en captivité s'est accouplé 3 fois en 4 jours, après quoi il n'était sans doute plus en état de le faire car il l'a tenté sans succès avec une ♀ qui a fort bien accepté un autre ♂.

II. *Filistata insidiatrix* (Forskol) [1]

Avec cette Araignée, qui appartient au groupe des Cribellates, nous allons voir un mode d'accouplement un peu différent. Ce qui caractérisait celui de la *Dysdera erythrina* c'était la façon brutale dont le ♂ se saisissait de la ♀ et la maintenait, et aussi la réduction des préliminaires de l'accouplement. Ici, au contraire, ces derniers prennent beaucoup d'importance et deviennent comparables aux très curieuses manœuvres nuptiales étudiées par Mac-Cook chez des Argiopides, c'est-à-dire chez des Araignées de mœurs sédentaires et à toiles régulières.

La ♀ de *F. insidiatrix* est très commune toute l'année, dans la région méditerranéenne, où elle vit sous les pierres, ou encore dans les anfractuosités des écorces de Chênes-Liège. Le ♂ est beaucoup plus rare et ne se rencontre guère qu'à la fin de l'automne, vers les mois de Novembre et Décembre. Des ♀ mises en captivité, s'y accoutument très bien et filent dans un coin de leur cage une toile calamistrée, en tout point semblable à celle qu'elles font en liberté. Elles se tiennent dans un tube ouvert aux deux extrémités et placé sur l'un des bords de cette toile. Elles acceptent les Mouches qui leur sont offertes, et, après qu'elles les ont sucées, elles vont les déposer soigneusement le plus loin possible de leur retraite, de façon à se débarrasser de résidus encombrants.

Mis dans la cage de la ♀, le ♂ ne paraît pas s'apercevoir de la présence de celle-ci. Il erre jusqu'à ce qu'il rencontre par hasard un des fils de la toile. Ce contact l'avertit de la présence d'une ♀,

[1] Synonyme de *F. testacea* Latreille.

car il s'arrête immédiatement. Quant à celle-ci, la première vibration de ses fils lui suggère évidemment l'idée d'une proie, car elle fait mine de vouloir s'élancer hors de sa retraite ; mais elle s'aperçoit bientôt de son erreur, s'arrête aussitôt et reste immobile.

Alors commence un très curieux manège nuptial. Il s'établit entre les deux animaux une sorte de télégraphie bizarre et très compliquée. Le ♂ s'avance sur la toile. Avec les griffes de ses pattes antérieures, mobiles un peu à la façon des griffes des Chats, il tire fortement les fils ; il trépigne impatiemment, avance, recule, tourne autour de la

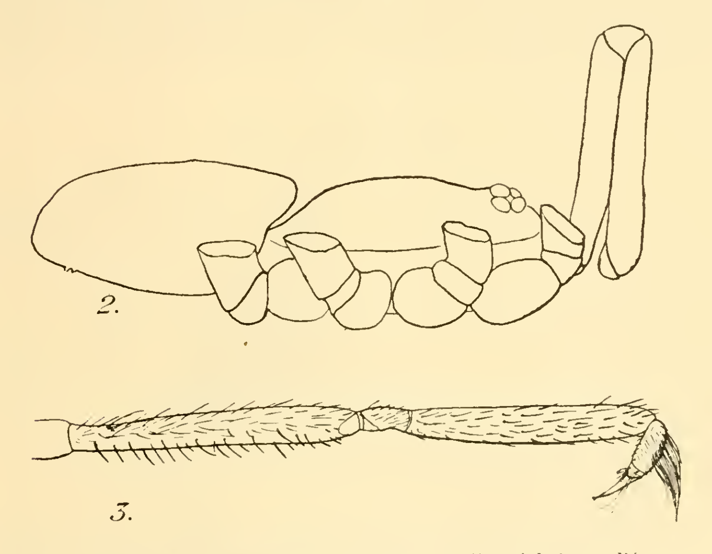


Fig. 2. — *Filistata insidiatrix* (Forskol) ♂ avec sa patte-mâchoire repliée.
Fig. 3. — *Filistata insidiatrix*. Patte-mâchoire du ♂ dépliée pendant l'accouplement.

retraite de la ♀. On voit qu'il se livre à une véritable supplication amoureuse. Et la ♀ lui répond, d'ailleurs, en tirant aussi ses fils, de sorte qu'il est évident qu'une communication s'établit entre eux, un véritable échange de sentiments. Les deux animaux ne peuvent se voir et cet échange est uniquement tactile, la ♀ tournant parfois le dos au ♂, ou se trouvant placée de telle façon qu'elle lui présente sa face ventrale.

Cela dure assez longtemps, une demi-heure parfois. A la fin, la ♀ se décide à sortir, elle s'avance peu à peu hors de sa retraite. Mais pour que l'accouplement ait lieu dans des conditions favorables il faut qu'elle soit engagée assez loin sur sa toile. Aussi le ♂ va-t-il

la chercher. Il la caresse avec ses tarses antérieurs, il la tire par la main, si j'ose employer une pareille expression, pourtant très exacte, puisque je l'ai vu à plusieurs reprises saisir par ses griffes tarsales de la première paire les tarses correspondants de la ♀ et la tirer vers lui. Quelquefois elle s'effarouche, lui échappe et rentre dans sa retraite. Il recommence alors ses manœuvres.

Enfin, quand il est arrivé à triompher de toutes les hésitations, quand il a emmené la ♀ dans un endroit propice, l'accouplement a lieu. Il y a encore échange de quelques caresses. Les deux pattes de la première paire du ♂, agitées de vibrations extrêmement rapides, palpent et flattent celles de la ♀. Il s'avance de plus en plus,

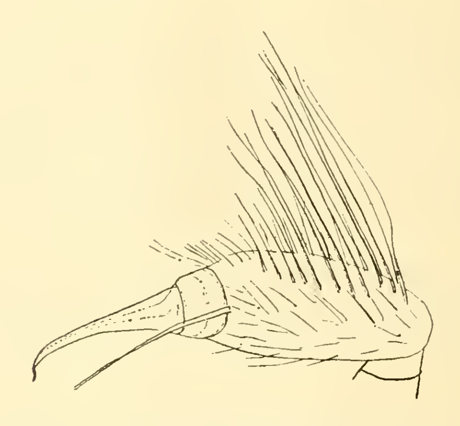


Fig. 4. — *F. insidiatrix*. Tarse et bulbe du ♂.

jusqu'à ce que leurs céphalothorax se touchent presque et les deux animaux se mettent alors face à face dans une position très curieuse : les 4 pattes antérieures du ♂ relevées verticalement et appuyées tarse contre tarse, sur les 4 pattes correspondantes de la ♀. Les pattes de la troisième paire du ♂ sont fixées sur les fémurs de la même paire de la ♀ de sorte qu'il ne repose plus sur le sol que par ses deux pattes postérieures.

Dans cet état, sans se placer sous la ♀, mais en lui relevant un peu le céphalothorax, le ♂ déplie une de ses longues pattes-mâchoires dont le bulbe, à angle droit avec le tibia, va chercher la fente génitale sous l'abdomen de la ♀.

Un seul bulbe est inséré à la fois. La copulation est très brève, et après les deux animaux se séparent, sans aucune tentative de combat. Pendant tout l'accouplement, d'ailleurs, ni l'un ni l'autre n'affecte une attitude menaçante.

Quelquefois, c'est la ♀ qui, dès qu'elle est sortie de sa retraite, sollicite le ♂ et lui fait les premières caresses.

Les mêmes animaux renouvellent l'accouplement plusieurs fois de suite, 3 ou 4 fois par exemple dans l'espace d'une heure.

Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, Décembre 1911.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1843 Menge, Uber die Lebensweise der Arachniden.

1878 Emerton (J. H.) The structure and habits of Spiders, 1 vol. 8 vo, Salem, Mass.

1881 Sorensen (Will.) Sur le rapprochement des sexes chez quelques Araignées (*Entom. Tidskr.* 1 Bd., 3 et 4 Hft., p. 171-174).

1890 Mac-Cook (H. C.) American Spiders and their spinning work, vol. II, Philadelphia.

1890 Peckham (G. W. et E. G.) Additional observations on sexual selection in Spiders of the Family Attidæ with some remarks on Mr. Wallace's theory of sexual ornementation. (*Nat. Hist. Soc. Wisconsin*, p. 117-151).

1903 Montgomery (Th. H.) studies on the habits of Spiders, particularly those of the mating period (*Proc. Acad. Philad.*, LV, p. 59-149).

1908 Montgomery (Th. H.) Further studies on the activities of Araneads (*American Naturalist*, T. 42, p. 697-709).

1909 Montgomery (Th. H.) Further studies. etc... (*Proc. of the Acad. of Nat. Sci. of Philadelphia*, T. 61, p. 299-320).

1910 Montgomery (Th. H.) The signifiance of courtship and secondary sexual characters of Araneads (*American Naturalist*. T. 44).

1911 Petrunkevitch (A.) Sense of sight, courtship and mating in *Dugesiella Hentzi* (Girard) a Theraphosid Spider from Texas (*Zoolog. Jahrb. Abth. f. Systematik*, XXXI. Bd., 3 Hft., p. 355-376, pl. 10-11).

IX

OBSERVATIONS SUR LES SÉPIOLES DES COTES DE FRANCE

par Fritz Levy
(Berlin)

En réunissant, durant mon dernier séjour à Roscoff et à Concarneau, le matériel nécessaire pour poursuivre des recherches relatives à l'histologie des Céphalopodes, j'ai eu le bonheur d'observer à Roscoff l'accouplement de *Sepiola atlantica* D'Orb. J'ai en outre constaté, en déterminant mes échantillons, que de nombreux points douteux subsistaient dans la systématique de ce genre. Mes observations, concernant en particulier l'accouplement, viennent de paraître en allemand dans le Zoologischer Anzeiger. Occupé en ce moment par d'autres recherches et ne sachant quand je pourrai encore travailler dans un de ces laboratoires français dont je garde le meilleur souvenir, je publie ici une mise au point de quelques questions ; comme il s'agit surtout des Sépioles que l'on trouve sur les côtes de France, un de mes savants confrères français trouvera peut-être avant moi le temps et l'occasion de débrouiller ces points obscurs.

Nous trouvons dans l'ouvrage de D'Orbigny trois espèces de Sépioles bien distinctes : *Sepiola oweniana*, *S. atlantica*, *S. Rondeletii*. Gervais et van Beneden ont décrit en 1833 deux nouvelles espèces : *S. Desvigiana* et *S. vulgaris*. En 1842, Peters remarque à Trieste que certaines Sépioles ont une poche du noir trilobée tandis que d'autres ont une poche simple piriforme, mais il se demande s'il ne s'agit pas là de variations dépendantes de la maturation sexuelle, et cela l'empêche d'établir deux subdivisions.

En 1887 Steenstrup écrit : « Bursa atramenti biformis sic dicta (Peters-Girod) secundum vicessitudines anni *non* varians bonum characterem specificum præbet. » et il détermine les sépioles à poche simple comme *S. Petersi* Stp. et *S. scandica* Stp. Après Steenstrup, Giard et ensuite Norman ont cru que toutes les Sépioles de la Manche déterminées comme *S. Rondeletii* étaient des *S. scandica* Stp. Joubin, en 1902 mentionne quatre espèces européennes : *S. Rondeletii*, *S. scandica*, *S. atlantica*, *S. oweniana*.

Nous croyons que PFEFFER a raison quand il dit que *S. oweniana* contient aussi *S. scandica* et *S. Petersi*. Cette espèce, la *Sepiola oweniana* D'Orb., diffère notablement des autres, non seulement parce qu'elle est beaucoup plus grande, mais surtout parce que la poche du noir est dépourvue des appendices auriculés qui ont valu à la poche des vraies Sépioles le nom de « trilobée » : c'est là une différence anatomique importante et comme il est démontré maintenant que cette variation de forme n'est pas une variation saisonnière, nous croyons qu'il est nécessaire de séparer le genre *Sepiola* en deux d'après la forme de la poche du noir. Notre savant confrère M. NAEF, de Naples, nous a écrit qu'il était arrivé de son côté à la même conclusion et qu'il pensait publier sous peu une note à ce sujet.

Nous proposons donc de créer un genre nouveau comprenant les Sépioles à poche simple, auquel nous avons donné le nom de *Sepidium* (du grec σηπιδιον). En attendant que nous possédions des diagnoses suffisamment claires des espèces du genre *Sepidium* nous comprendrons sous le nom de *Sepidium owenianum* toutes les anciennes Sépioles à poche simple, piriforme, comme

Sepiola oweniana D'Orb.
Sepiola Scandica Stp.
Sepiola Petersi Stp.
Sepiola major Targioni-Tazzati ; et une partie de
Sepiola Rondeletii Leach.

Nous connaissons seulement des *Sepidium* de la Méditerranée, il serait très intéressant d'en trouver sur les côtes occidentales de la France !

Quant aux vraies Sépioles, à poche du noir trilobée, la plus commune dans la Manche et sur les côtes de Belgique est sans doute *Sepiola atlantica* D'Orb. Il est vraisemblable que l'on comprend sous ce nom deux espèces. D'ORBIGNY donne comme caractéristique de cette espèce la présence de *sept* séries de toutes petites ventouses sur l'extrémité des bras ventraux. D'autre part, STEENSTRUP a dit « *cupulis quadriseriatis* » et après lui tous les auteurs admettent quatre rangées de petites ventouses sur l'extrémité des bras ventraux ; JOUBIN a figuré cette disposition. Après avoir examiné un très grand nombre de *Sepiola atlantica* D'Orb. provenant de Roscoff, de Concarneau, de Cancale, d'Ostende, de Nice, nous pouvons affirmer que l'on trouve toujours environ *sept* séries de toutes petites ventouses sur l'extrémité des bras ventraux.

Mais nous avons vu de petites Sépioles de Villefranche, données par M. GUÉRIN-GANIVET, chez lesquelles le nombre des séries de ventouses des bras ventraux était de trois ou quatre. Ces animaux étaient à maturité sexuelle, car nous avons rencontré des spermatophores bien développés. Après STEENSTRUP qui les a décrit sous le nom « *Sepiola atlantica* cum cupulis quadriseriatis brachiis ventralibus » nous proposons de les nommer *Sepiola steenstrupiana* nov. spec., quand on trouvera qu'il ne s'agit pas seulement d'une variation.

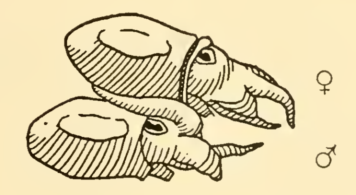
Nous avons observé plusieurs variations de *Sepiola Rondeletii*. Pendant les mois d'Août et Septembre 1911, nous n'en avons trouvé à Roscoff qu'un seul exemplaire, mais nous avons pu en étudier plusieurs provenant du *vivier auprès de Cancale*. L'exemplaire de Roscoff, provenant de l'herbier de Penpoul était un mâle mûr ; il a été examiné à l'état frais, les autres étaient conservés dans l'alcool. Nous avons trouvé que la diminution de la taille des ventouses ne se faisait *pas graduellement*, mais *subitement* à partir d'un certain point. De plus, fait très intéressant, l'exemplaire frais était de teinte plus rouge que toutes les autres Sépioles. Cette Sépiole des côtes occidentales françaises ne serait-elle pas la *Sepiola vulgaris* Gervais et van Beneden (moins la *Sepiola atlantica* qui était peut-être comprise dans cette espèce) ?

M. GUÉRIN-GANIVET nous a donné des Sépioles du type de la *Sepiola Rondeletii* de Villefranche ; mais bien qu'il s'agissait d'exemplaires mûrs, elles étaient beaucoup plus petites. Peut-être n'y a-t-il là qu'une variation, mais il est probable que ces Sépioles appartiennent à la *Sepiola deswigiana* Gervais et Van Beneden.

En ce qui concerne l'accouplement de *Sepiola atlantica* D'Orb. ; nous avons noté les faits suivants :

La ♀ est située sur le ♂, son ventre couvrant la tête et une partie de la nuque de ce dernier. Les tentacules du ♂ embrassaient la nuque de la ♀ ; le ♂ introduisit ses premiers bras (dorsaux) de chaque côté sous le pallium de la ♀. La deuxième paire de bras du ♂ était située à peu près au contact des deux animaux, sur la tête du ♂ et sous le ventre de la ♀. La troisième paire paraissait incurvée vers la bouche comme d'habitude, la quatrième restait étalée. Les bras de la ♀ étaient étalés dans la position qu'ils ont ordinairement quand l'animal nage. Les chromatophores et les nageoires s'agitaient avec rapidité. L'observation a duré environ dix minutes.

Ces faits correspondent, dans leurs grandes lignes, à ceux que Racovitza a relaté chez *Sepiola Rondeletii*. Chaque conjoint avait à peu près la même taille, mais les tentacules du ♂ étaient presque deux fois plus longs que ceux de la ♁. Bien que le ♂ introduise ses deux premiers bras sous le pallium de la ♀, le gauche seul, d'après les observations anatomiques, semble servir d'appareil copulateur. Racovitza a déjà confirmé en 1894 ces observations de Steenstrup et cependant en 1906, Pelseneer écrit dans le « Treatise of Zoology » de Lancaster. « In Rossia and Sepiola the fourth left armis hectocotylised and the fourth right partially so ». La quatrième paire est hectocotylisée chez les Seiches et les Calmars ; Pelseneer a déterminé *Sepiola atlantica*, la Sépiole la plus commune dans la Manche (v. Forbes et Hanley) et nous ajoutons des côtes de Belgique, comme *Sepiola Rondeletii*. Il a cru que le signe caractéristique de



la première de ces deux espèces, à savoir la présence de sept séries de toutes petites ventouses sur l'extrémité des quatrièmes bras, était une hectocotylisation quoiqu'on les trouve bien développées chez les femelles ! Nous croyons que le premier bras droit sert d'appareil d'appui ou de fixation ; quant aux tentacules, dont Racovitza n'a pas parlé, ils servent probablement aussi d'appareil de fixation.

Le couple fait naturellement des mouvements assez vifs, mais faut-il voir là des « *efforts désespérés* » que ferait la femelle « *pour se débarrasser de son compagnon* », comme l'avance Racovitza ? Cela nous paraît douteux.

Ce qui précède n'est qu'une note préliminaire, une sorte de mise au point d'une question que nous n'avons touché qu'incidemment alors que nous étions occupés à d'autres recherches.

Ces observations nous ont été facilitées grâce à l'amabilité avec laquelle beaucoup de savants nous ont procuré le matériel nécessaire.

Nous exprimons ici nos remerciments bien sincères à MM. DELAGE, HÉROUARD et DE BEAUCHAMP de Roscoff, GUÉRIN-GANIVET de Concarneau, JOUBIN et GERMAIN de Paris, JULIN et DAMAS de Liège, FRANCOTTE de Bruxelles, THIELE et POLL de Berlin, enfin à notre ami M. R. JOLLY de Paris, qui a bien voulu corriger le français de cette note et en revoir les épreuves.

TABLEAU DICHOTOMIQUE

I. Poche du noir avec appendices auriculés .... *Sepiola* II.
Poche du noir simple, piriforme .... *Sepidium* nov. gen.
(Les espèces de ce genre ne sont pas suffisamment caractérisées ; elles sont comprises sous le nom de *Sepidium owenianum*).
(Naples, Méditerranée)

II. Tous les bras avec deux séries de ventouses jusqu'à leur extrémité .... III.
Plus de deux rangées de ventouses à l'extrémité des bras ventraux .... IV.

III. Taille des ventouses diminuant peu à peu :
1) *Sepiola Rondeletii* Leach.
(Naples)
2) *Sepiola deswigiana* Gerv. et. v. Bened.
(Villefranche)

Taille des ventouses diminuant subitement ; points rouges sur le manteau :
3) *Sepiola vulgaris* Gerv. et v. Bened.
(Roscoff, Vivier auprès de Cancale).

IV. Environ sept séries de petites ventouses à l'extrémité des bras ventraux :
4) *Sepiola atlantica* D'Orb.
(Roscoff, Concarneau Ostende, Nice).

Trois ou quatre séries de petites ventouses à l'extrémité des bras ventraux :
5) *Sepiola steenstrupiana* nov. spec. (?)
(Villefranche).

(Les localités mentionnées sont celles d'où proviennent les exemplaires que nous avons examinés).

Berlin, 27 Janvier 1912.
Anatomisch-biologisches Institut.

LITTÉRATURE

Travaux cités dans cette note (on trouvera la bibliographie dans Joubin et Pfeffer) :

1. — Gervais et van Beneden, Sur les malacozoaires du genre Sépiole. (*Bull. de l'acad. d. sc. de Bruxelles* T. 5. 1838).

2. — Giard, Sur les espèces de Sépiole des côtes de France. (*Bull. scientif. d. France et de Belgique* T. XX. 1889).
Giard, The Sepiolae of the French Coast. (*Ann. a. Mag. of. nat. hist.* 6 ser. Vol. 4. 1889).

3. — Girod, Recherches sur la poche du noir des Céphalopodes. (*Arch. de Zoolog. expériment. et gén.* Tome X. 1882).

4. — Grant, On the anatomy of the Sepiola vulgaris Leach.(*Transact. of. the Zool. soc. of. London.* Vol. 1. 1835).

5. — Joubin, Revision des Sepiolidæ (*Mém. de la soc. Zool. de France* 1902).

6. — Lancaster, Treatise of Zoology : Pelseneer, Mollusca, London 1906.

7. — Levy (Fritz), Die Copula von Sepiola atlantica (*Zoologischer Anzeiger.* Bd. 39. 1912).

8. — Norman, Revision of Brit. Mollusca. (*Ann. a. Mag. of. nat. hist.* 6. ser. Vol. 5. 1890).

9. — D'Orbigny, Histoire naturelle générale et particulière des céphalopodes acétabulifères. (Paris 1835-1848).

10. — Peters, Zur Anatomie der *Sepiola* (*Müllers Archiv.* 1842).

11. — Pfeffer, Cephalopoden. (*Nordisches Plankton* II. 9.)

12. — Racovitza, Sur l'accouplement de quelques Céphalopodes. (*Compt. rend. acad. d. sc.* Tome 118. 1894).

13. — Steenstrup, Notæ thentologicæ. (*Overs. ov. d. Kong. dansk. Vidensc. Selsk. Forhandt.* 1887).

X

NOTE SUR LE *PLUMULARIA CATHARINA* JOHNST.

par Armand Billard

Je désire dans cette note attirer l'attention des spécialistes sur une particularité, qui doit être prise en considération dans la description du *Plumularia catharina* Johnst., ou qui doit servir à définir une autre espèce voisine, suivant que les faits décideront dans un sens ou dans l'autre.

Le *P. catharina* Johnst. est une espèce commune en certains points des côtes d'Angleterre, comme nous l'apprend Hincks[1] elle est caractérisée par ses hydroclades et ses branches strictement opposées, par ses articles intermédiaires à deux ou trois dactylothèques, par ses hydrothèques flanquées de deux dactylothèques latérales pédonculées. Ce dernier caractère particulièrement important est expressément défini et figuré par Hincks. La figure 1 ci-contre est une reproduction de celle de cet auteur et ne laisse à

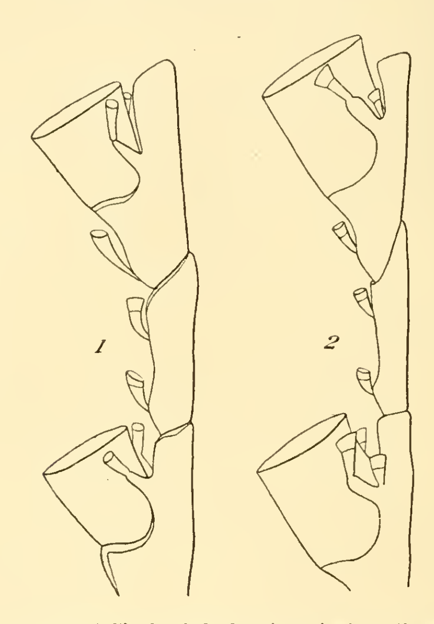


Fig. 1. — Un segment d'hydroclade du *Plumularia catharina* Johnst. (d'après Hincks).
Fig. 2. — Un segment d'hydroclade du *P. Catharina?* (échantillon de Plymouth).

ce sujet aucun doute. Or, c'est précisément sur ce point, qui semblait bien acquis, que la description prête le flanc à la critique.

M. E. T. Browne d'University College (London) ayant eu l'amabilité de m'envoyer, il y a deux ou trois ans, quelques échantillons de l'espèce en question, provenant de Plymouth, je ne fus pas peu surpris en les examinant de trouver non pas une paire, mais deux paires de dactylothèques latérales dont deux dactylothèques pédonculées (fig. 2) et deux s'insérant à l'aisselle du pédoncule. Sauf cette

[1] A history of the british Hydroid Zoophytes (*London*, 1868).

particularité, importante et *spécifique*, tous les autres caractères étant ceux du *P. catharina*, je me demandai alors s'il s'agissait bien de l'espèce de Johnston ou d'une autre espèce ; occupé à d'autres sujets je ne tranchai pas la question. Dernièrement je voulus essayer de la résoudre, mais ne pouvant y arriver, je me suis décidé à la soumettre aux spécialistes.

Pour trancher cette question il faudrait examiner le type, mais a-t-il été conservé ? Même dans ce cas peu probable et dans le cas contraire, on arrivera au but en examinant des colonies de *Plumularia* à ramifications opposées, possédant des articles intermédiaires à deux ou trois dactylothèques ; cet examen décidera s'il existe deux formes : l'une à une seule paire de dactylothèques latérales, et celle-ci conserverait le nom de *Plumularia catharina* Johnst. ; l'autre avec deux paires de dactylothèques et cette dernière mériterait d'être considérée comme une espèce nouvelle. Si dans tous les cas, en multipliant les observations, on trouve continuellement une seule forme à deux paires de dactylothèques latérales, on leur conservera le nom de *P. catharina*, en modifiant la diagnose en conséquence.

Il est curieux de remarquer, qu'à part un auteur, et ceci est en faveur de l'hypothèse qu'il y a bien deux espèces distinctes, tous les naturalistes qui citent cette espèce ou la décrivent ne signalent pas cette particularité, pourtant bien frappante. Nutting, en particulier, est dans ce cas [1] ; il a observé les spécimens rapportés par l'*Albatross* et il dit qu'ils concordent avec les descriptions et les figures données par Hincks ; aussi Nutting se contenta-t-il de reproduire les figures de l'auteur anglais.

Le seul zoologiste qui a vu les deux paires de dactylothèques est Jäderholm [2], comme le dessin qu'il donne (Pl. XII, fig. 7) en fait foi. Cependant ce détail ne l'a pas frappé, car il n'en fait aucunement mention dans son texte.

Je pense qu'il était intéressant de signaler cette divergence entre la description primitive et l'examen de quelques échantillons, persuadé que cette question sera rapidement résolue, maintenant qu'elle est posée.

Paris, le 18 Février 1912.

[1] American Hydroids. P. I. The Plumularidæ.

[2] Northern and arctic Invertebrates in the collection of the Swedish State Museum. IV. Hydroiden (*Kongl. Svenska Vetenskapsakad.* Handl. Bd. 45. 1909).

XI

BIBLIOTHÈQUE DU LABORATOIRE ARAGO[1]

MÉMOIRES ET VOLUMES ISOLÉS

W *(Suite)*

WISSWALD WEYSSE (A.). — On the blastodermic vesicle of *Sus scrofa domesticus*. Cambridge, 1894.

WOLCOTT (R.-H.). — New genera and species of north American *Hydrachnidæ*. Lincoln, Nebr.

WOODCOCK (H.-M.). — On *Myxosporidia* in flat-fish. Liverpool, 1904.

WOODCOCK (H.-M.). — Note on a remarkable parasite of Plaice and Flounders, Liverpool 1904.

WOODWARD (M.-F.). — On the Anatomy of *Ephippodonta Macdougalli*, London, 1893.

WOODWARD (M.-F.). — Note on the anatomy of the larva of the european Oyster, *Ostrea edulis* Linn. London, 1895.

WOODWARD (M.-F.). — On the anatomy of *Natalina caffra*. London, 1895.

WOODWARD (M.-F.). — On the anatomy of *Mulleria Dalyi*. London, 1898.

WOODWARD (M.-F.). — On the anatomy of *Adeorbis subcarinatus*. London, 1898.

WOODWARD (M.-F.). — Some account of the synonymy and affinities of *Donovania minima*. London, 1899.

WOODWARD (M.-F.). — Notes on the anatomy of *Voluta ancilla*, *Neptuneopsis Gilchristi*, and *Volutilithes abyssicola*. London, 1900.

WOODWARD (S.-P.). — Manuel de Conchyliologie, trad. française. Paris. 1870.

WRIGHT (E.-P.). — Notes on the anatomy of alimentary system of the Axolotl, *Siredon mexicanum*. London, 1861.

WYMAN (J.). — Observations on the development of *Raia batis*. London, 1864.

WYVILLE THOMSOM (C.). — The depths of the sea. London, 1873.

[1] Voir NOTES ET REVUE, [3] Tome IX, n°s 2, 3, 4, 5. [3] Tome X, n°s 2, 3, 6, 7. [4] Tome I, n°s 1, 2, 5, 8, 9. [4] Tome II, n°s 2, 4, 7, 8, 11. [4] Tome III, n°s 1. 2, 4. 5, 7. [4] Tome IV, n° 2. [4] Tome V, n°s 1, 3. 4. [4] Tome VIII, n° 1, 2, 3, 4. [4] Tome IX, n° 1. [5] Tome I, n° 1, et 3. [5] Tome II, n°s 1 et 2. [5] Tome V, n° 1, 3, 5 et 6. [5] Tome VI, n° 1 et 2. [5] Tome VII, n° 1. [5] Tome IX, n° 1 et 2.

Y

YUNG (E.). — Tableaux synoptiques de la classification des animaux. Genève, 1893.

YUNG (E.). — Cours élémentaire d'anthropologie zoologique, Genève, 1883.

YUNG (E.). — Contributions à l'histoire physiologique de l'Escargot (*Hélix pomatia*). Bruxelles, 1887.

Z

ZINCONE (A.). — Osservazioni anatomiche su di alcune appendici tattili dei Pesci. Rome, 1876.

ZITTEL (K.-A.). — Traité de Paléontologie, trad. Franc. T. I et II. 1883-1887.

ZOJA (R.). — Alcuna ricerche morfologiche e fisiologiche sull' *Hydra*. Pavie, 1890.

ZOJA (L.) e R. ZOJA. — Intorno ai plastidoli fucsinofili. (Bioblasti dell' Altmann). Leipzig, 1890.

ZUNIGA (E.-P.). — Investigaciones sobre la contracción muscular del Cangrejo de río (*Astacus torrentium*). Madrid, 1894.

ZUNEGA (E.-P.). — Observaciones sobre algunos puntos de la técnica para el estudio de la contracción muscular en la *Rana*. Madrid, 1896.

Erratum

Dans la note « Sur les Peltogastrides des Côtes de France », par O. DUBOSCQ, parue dans ces NOTES ET REVUE N° 1, corriger l'erreur suivante :

Page XII. Explication de la Fig. 2.

Au lieu de : d, *Peltogaster* (*Chlorogaster*) *Pruvoti* n. sp., lire : d, *Peltogaster* (*Chlorogaster*) *Delagei* n. sp.;

Au lieu de : e, *Peltogaster* (*Chlorogaster*) *Delagei* n. sp., lire : e, *Peltogaster* (*Chlorogaster*) *Pruvoti* n. sp.

TABLE SPÉCIALE DES NOTES ET REVUE

1912. [5]. Tome IX

Articles originaux

Alexeieff (A.). — Notes sur les *Herpetomonadidae* (= *Trypanosomidae* Doflein 1911) (*avec 2 fig.*), p. xxix.
Berland (L.). — Observations sur l'accouplement des Araignées (*avec 4 fig.*), p. xlvii.
Billard (A.). — Note sur le *Plumularia catharina* Johnst. (*avec 2 fig.*), p. lix.
Duboscq (O.). — Sur les Peltogastrides des côtes de France : *Peltogaster* (*Chlorogaster*) *Pruvoti* n. sp., *Peltogaster* (*Chlorogaster*) *Delagei* n. sp., *Septosaccus Cuenoti* n. g., n. sp. (*avec 4 fig.*), p. ix.
Hollande (A. Ch.). — Voir Léger et Hollande, p. i.
Léger (L.) et A. Ch. Hollande. — La reproduction sexuée chez les Coccidies monosporées du genre *Pfeifferinella* (Note préliminaire) (*ave 7 figures*), p. i.
Levy (F.). — Observations sur les Sépioles des côtes de France (*avec 1 fig.*), p. liv.
Mercier (L.). — Nécessité de retirer la Grégarine de la Caridine (*Cephaloidophora Cuenoti* Mercier) du genre *Cephaloidophora*, p. xli.
Rabaud (E.). — Parasitisme et Homochromie (Notes préliminaires), p. xvii.

Erratum.

Corrections à la Note de Duboscq parue dans le N° 1, p. xii, p. lxiii.

Catalogue de la Bibliothèque du Laboratoire Arago.

Mémoires et volumes isolés (*suite*).
Lettre W (*suite*), p. xv, xxxix et lxii.

Paru le 3 Mars 1912.

Les directeurs :

G. Pruvot et E.-G. Racovitza.

Eug. Morieu, Imp.-Grav., 29, Rue Delambre, Paris (XIVe) — Téleph. : 704-75.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
5e Série, Tome IX, p. 1 à 175, pl. I à XIV
20 Décembre 1911

RECHERCHES SUR LA DIVISION DE LA CELLULE

II

HOMÉOTYPIE et HÉTÉROTYPIE chez les Annélides polychètes et les Trématodes

PAR

ARMAND DEHORNE

Préparateur à la Faculté des Sciences de Lille.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS 2
Introduction à l'étude des chromosomes 5
Technique employée 16
PREMIÈRE PARTIE : La mitose homéotypique.
A. Dans l'épiderme de *Sabellaria spinulosa*. Leuck 17
B. Dans les spermatogonies de *Sabellaria* 39
C. Dans les spermatogonies de *Fasciola hepatica L.* 49
Discussion.
A. Les transformations télophasiques 53
B. La division longitudinale 61
C. Couronnes et plaques équatoriales 67
DEUXIÈME PARTIE : L'Hétérotypie et les mitoses de maturation.
A. Dans la spermatogénèse de *Sabellaria spinulosa* Leuck 70
1. Le noyau des spermatocytes I au début de son évolution (p. 70). 2. L'Anamitose (p. 7?). 3. L'accouplement des anses pachytènes, la formation des anneaux 77
B. Dans la spermatogénèse d'*Ophryotrocha puerilis* Clprd. Mecz 84
C. Dans la spermatogénèse de *Lanice conchylega* 89
D. Dans l'ovogénèse de *Sabellaria* 95
E. Dans la spermatogénèse de *Fasciola* 108
F. Dans l'ovogénèse de *Fasciola* 113

Discussion sur les mitoses maturatives ... 115

1. Interprétation de GRÉGOIRE pour *Lilium* (p. 116). 2. Interprétation de JANSSENS chez *Batrachoseps* ♂ (p. 120). 3. Interprétation de CARNOY et LEBRUN dans les Tritons ♀ (p. 127). 4. Interprétation de VEJDOWSKY et de BONNEVIE (p. 130). 5. Les divisions de maturation dans l'œuf d'*Aplysia punctata*, d'après JANSSENS (p. 131). 6. Interprétation de MATSCHEK chez les Copépodes ♀ (p. 132). 7. Cas du *Zoogonus mirus* Lss (p. 133). 8. Cas de l'*Ophryotrocha* (p. 136). 9. Cas du *Tomopteris* (p. 139). 10. Cas de *Myxine* et de *Spinax* (p. 146). 11. Le nombre des anses pachytènes chez *Pristiurus* ... 148

TROISIÈME PARTIE : Conclusions.

1. La division longitudinale (p. 148). 2. La nature du chromosome (p. 150). 3. La persistance des chromosomes et l'activité de la télophase (p. 152). 4. La théorie pseudopodiale de l'état quiescent (p. 153). 5. Etat le plus fréquent du noyau (p. 154). 6. Les mouvements de la métaphase (p. 154). 7. La subdivision dans les noyaux du dernier repos gonial (p. 155). 8. L'Anamitose (p. 155). 9. Absence de pseudoréduction (p. 156). 10. Signification du Synapsis (p. 156). 11. La valeur des anneaux chez *Sabellaria* ♂ (p. 157). 12. Nature de la réduction (p. 158). 13. Homéotypie, Hétérotypie (p. 159). 14. La ségrégation chromosomique (p. 160). 15. Le schéma gonomérique (p. 161). 16. Les cytes II et la pureté des gamètes de MENDEL (p. 163). 17. Amitose et Hétérotypie (p. 164). 18. La xénie chromosomique (p. 166). 19. Le schéma hétérohoméotypique et la théorie de la conjugaison des chromosomes ... 167

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE ... 167

EXPLICATION DES PLANCHES ... 171

AVANT-PROPOS

Avant de passer à l'exposé du sujet, je dois dire de quelle façon je fus amené à embrasser cette étude cytologique. Lorsque je m'attachai aux problèmes de la division cellulaire, il y avait plusieurs années que je me livrais à l'étude des Annélides Polychètes sous la direction de M. le professeur MALAQUIN. Entre autres, je comptais reprendre la famille des Sabellarides sous la forme d'une monographie largement développée qui eût compris aussi la segmentation de l'œuf et l'embryogénèse. J'étais poussé d'abord par le fait que j'étais assuré d'un matériel extrêmement facile à se procurer et en tous temps de l'année. A la côte de LE PORTEL, *Sabellaria spinulosa.* Leuck. vit en très grande abondance sur les roches du fort de l'HEURT, où la récolte est possible même par les marées moyennes du mois. J'étais encouragé d'autre part, par la facilité avec laquelle on peut réaliser la fécondation artificielle dans cette espèce.

Dans une monographie de ce genre, après avoir revu la

morphologie externe, telle qu'elle a été décrite par les auteurs, on étudie les uns après les autres les organes internes, dont les rapports sont le plus souvent encore mal indiqués, et dont l'histologie est en général inconnue ou laisse fort à désirer. C'est ainsi qu'à la suite d'Edouard Meyer (1887) dont le nom fait autorité en matière d'annélidologie, j'avais repris attentivement sur des coupes sériées, la description des néphridies thoraciques, qui sont toujours si curieuses chez les vers tubicoles.

J'avais montré que, contrairement aux données du savant russe, les deux néphridies thoraciques de l'Hermelle ne se soudent en aucun point l'une à l'autre, et que, loin de s'ouvrir, antérieurement et dorsalement, par un orifice médian commun, ainsi que cela existe chez les Serpules, elles s'ouvrent toutes deux par un néphridiopore latéral. Elles sont du type cirratulien et non pas, comme on le pensait, du type serpulien.

A leur tour, les autres parties du corps de l'Hermelle, avec leurs différents tissus, avaient été aussi examinées avec soin. Mais, lorsque j'arrivai à l'étude du système nerveux et à celle des glandes génitales, je ne tardai pas à me convaincre que le plan que je m'étais tracé au début était infiniment trop vaste, et qu'il m'était impossible de conserver le cadre ancien, si je ne voulais pas sacrifier dans le résultat, la profondeur à l'étendue. Ce qui faisait naguère l'objet d'un chapitre de quelques pages nécessite maintenant de longues et pénibles recherches en raison même de l'immense progrès qui a été réalisé dans cette voie, au moins au point de vue de la morphologie. Le temps n'est plus décidément des monographies de familles comme il en a été fait un grand nombre dans le passé. Non point que ces sortes d'entreprises aient perdu leur nécessité, mais parce que l'histologie, et, à sa suite, la cytologie, avec leur lenteur et leur minutie, sont venues compliquer infiniment la tâche de l'anatomiste.

J'ai dû ainsi renoncer momentanément à la majeure partie

de mes recherches, lorsque j'abordai l'étude de l'ovaire et du testicule de *Sabellaria*. A mesure que je prenais connaissance de la bibliographie considérable des travaux de cytologie effectués surtout à l'étranger sur les glandes génitales, je me séparai de plus en plus des questions zoologiques qui m'avaient occupé jusque là. L'intérêt pressant que présente l'étude de la reproduction, inséparable de celui des problèmes de l'Hérédité, me força rapidement à oublier le groupe de vers qui avait plus spécialement requis mon attention auparavant.

Bien plus, je fus par la suite amené à étendre mes observations, tout d'abord à d'autres annélides polychètes comme *Lanice* et *Ophryotrocha*, puis à un autre groupe de vers comme les Trématodes. C'est ainsi que ce mémoire traite également en détail de l'ovogénèse et de la spermatogénèse dans la grande Douve du foie du Mouton. Une remarquable unité règne sur tout ce domaine de la formation des éléments reproducteurs. On ne sera pas surpris si je dis que j'ai éprouvé la valeur de mes conclusions sur un bien plus grand nombre d'animaux, et les plus divers. Aussi, deux autres mémoires analogues à celui-ci sont-ils en préparation. L'un sur la spermatogénèse de la Salamandre, l'autre sur celle du Rat.

Il me reste avant de clore cet avant-propos un devoir à remplir, c'est de m'acquitter envers les deux maîtres qui m'ont accueilli dans ce laboratoire.

Je suis très reconnaissant à M. le professeur Paul Hallez de l'atmosphère agréable et recueillie qu'il crée autour de lui. J'en ai profité plus que personne, et si j'ai pu mener à bien ces recherches, c'est en partie grâce à la liberté et à l'initiative dont j'ai toujours joui largement. J'ai eu le plaisir de faire, sous sa savante direction, de nombreux séjours au laboratoire maritime de Le Portel ; je n'oublierai pas les belles heures d'observation enthousiaste que j'ai passées dans cette excellente maison.

M. le professeur Malaquin a toujours été d'une grande

amabilité à mon égard. En me choisissant comme collaborateur pour l'étude des Annélides d'AMBOINE, il m'a permis de faire mon apprentissage de morphologiste de la meilleure façon. Plus tard, lorsque j'orientai mes recherches dans une voie précise, il suivit mes efforts avec une vive sollicitude, et je pus, grâce à sa bienveillance, m'entourer des conditions de travail les plus favorables. Je suis heureux de lui témoigner ma respectueuse sympathie et ma reconnaissance en lui dédiant cette thèse.

Je suis aussi très heureux d'assurer MM. PRUVOT et RACOVITZA, directeurs des *Archives de Zoologie*, de ma profonde gratitude. Les dessins des planches qui accompagnent ce mémoire étaient plus difficiles à exécuter que ceux d'aucune autre espèce. En accueillant mon travail dans leur revue, non seulement ils m'ont fait le plus grand honneur, mais encore ils m'ont rendu un véritable service.

D'autre part, M. le professeur PRUVOT a bien voulu présider la soutenance de cette thèse en Sorbonne : je le prie d'agréer mes sincères remerciements.

Introduction à l'étude des chromosomes

L'importance théorique qui s'attache à l'étude des éléments reproducteurs est considérable et intimement liée à l'interprétation des phénomènes de l'hérédité.

Comme il est bien certain que, d'une façon ou d'une autre, les caractères héréditaires sont inhérents au protoplasme des éléments reproducteurs, on se préoccupe depuis longtemps de connaître le véritable substratum de ces caractères. Cette préoccupation fait le fond des systèmes biologiques édifiés dans la seconde moitié du siècle dernier. A part quelques rares auteurs, indifférents au souci de matérialiser histologiquement l'hérédité, tous les autres admettent qu'elle est représentée dans le protoplasme par de minuscules unités

matérielles échappant peut-être à l'observation, mais dont l'existence logique peut être affirmée légitimement. Tel est le trait commun de toutes les hypothèses particulaires.

Mais, tandis que pour DARWIN, par exemple, les particules représentatives sont extrêmement libres et circulent toutes dans l'organisme entier sans souci des territoires cellulaires, il n'en est déjà plus de même pour ses successeurs immédiats. Pour DE VRIES (1889), la circulation des particules est limitée au seul territoire cellulaire. Alors que le cytoplasme d'une cellule contient beaucoup de particules, mais de peu de sorte pour une espèce cellulaire donnée, le noyau de la même cellule possède toutes les sortes de particules de l'individu. Elles ne fonctionnent pas, elles sont là disposées uniquement pour assurer la transmission héréditaire. L'hypothèse de DE VRIES est tout entière favorable au rôle exclusif du noyau dans cette fonction, car dans les conditions de cette hypothèse le noyau seul est capable de transmettre intégralement aux produits les caractères des générateurs. OSCAR HERTWIG, à peu près à la même époque, pose aussi en principe que la substance héréditaire est contenue dans le noyau.

Avec WEISSMANN, on fait un pas de plus dans la spécialisation histologique. Non seulement le noyau est chargé du rôle héréditaire, mais on peut préciser davantage : la chromatine constitue le support matériel de l'hérédité ; chacune des propriétés héréditaires d'un organisme est représentée dans la chromatine des éléments sexuels par un élément bien déterminé. Comme chacun des parents apporte sa part de particules représentatives, celles-ci ne tarderaient pas à s'accumuler dans des propriétés colossales. WEISSMANN fut ainsi conduit à admettre, comme un postulat logique, qu'il devait se produire au cours de l'évolution ontogénique une diminution, une *réduction* du nombre des particules représentatives, pour éviter leur suraccumulation.

La nécessité d'une réduction étant admise, il s'agit de savoir où et comment elle s'opère. Evidemment dans les cel-

lules sexuelles et par la division du noyau, puisque celui-ci renferme la substance représentative, la chromatine. Or, à cette époque, aucune observation précise n'avait encore été faite sur les phénomènes réductionnels. On discutait sur la signification des globules polaires. WEISSMANN admit que, par la formation du premier globule polaire, l'œuf expulse une substance peut-être nuisible à son développement ultérieur, et en tous cas inutile au point de vue de l'hérédité, tandis que la formation du second globule produit la réduction de particules représentatives que ses considérations théoriques l'avaient conduit à postuler.

D'où la nécessité théorique de deux sortes de divisions : tandis que la formation du premier globule polaire se réalise grâce à *la division équationnelle*, d'après laquelle les chromosomes-filles obtenus par une segmentation longitudinale sont constitués de particules représentatives identiques et identiquement disposées, celle du second globule polaire se réalise grâce à la *division réductionnelle.* A la suite de cette division, les noyaux-filles reçoivent seulement la *moitié* des particules représentatives contenues dans le noyau-mère. WEISSMANN suppose que cette réduction est due :

Ou bien à une séparation des chromosomes entiers en deux groupes,

Ou bien à une division transversale des chromosomes.

Des faits confirmant sa théorie furent tout d'abord fournis par HAECKER, par VOM RATH et par RUCKERT, mais dans la suite, on reconnut que toutes les divisions de maturation ne s'accomplissent pas suivant le type weissmannien. Chaque auteur émit alors une conception personnelle de la réduction s'accordant avec ses observations particulières ; ou n'en émit aucune, se contentant de constater le fait de réduction.

J'ai insisté un peu longuement sur cette partie des déductions du grand théoricien allemand, parce que c'est, dans l'ordre de la matérialisation du pouvoir héréditaire, le sys-

tème le plus puissant et le plus précis qui fût formulé il y a quelque vingt ans. Après avoir subi toutes les attaques, il s'en faut qu'il soit complètement démodé. Après avoir inspiré ou déterminé un nombre considérable de recherches, il s'en faut que sa riche matière soit épuisée.

De nos jours, de très grands progrès ont été réalisés et de nombreuses certitudes ont été acquises, mais on retrouve parmi les cytologistes les mêmes tendances que précédemment ; elles se reflètent dans les trois opinions suivantes :

1° Le plasma germinatif n'est pas un agrégat de parcelles correspondant à des parties distinctes de l'organisme. L'œuf fécondé renferme toutes les propriétés futures de l'individu, toutes sont contenues dans une portion, si petite qu'elle soit, de l'œuf, et non pas individualisées dans l'espace. Autrement dit, pour employer les expressions mêmes de HERBST, les propriétés héréditaires sont contenues dans l'œuf et dans le spermatozoïde à l'*état intensif* et non pas à l'*état extensif* (1). Les auteurs de cette catégorie se défendent de tout besoin de matérialisation de l'hérédité.

2° Il y a une seconde catégorie d'auteurs pour qui la matérialisation des propriétés héréditaires est légitime et même nécessaire. Mais l'attribution exclusive aux seuls chromosomes de ces propriétés constitue pour eux une présomption insoutenable. Tandis qu'aux yeux de MEVES, l'hérédité est assurée à la fois par le noyau et le cytoplasme, les qualités du noyau étant transmises par les chromosomes, celles du cytoplasme par les chondriosomes, FICK admet la possibilité d'un *idioplasme* qui intéresserait le cytoplasme en même temps que le noyau ;

3° On croit que le plasma germinatif n'existe pas en dehors du noyau qui est l'élément essentiel de la cellule et joue un rôle dominateur par rapport au cytoplasme. Le plasma germinatif dont la continuité est assurée, est représenté matériel-

(1) Je tire ce document de l'un des brillants articles que CAULLERY et MESNIL font paraître chaque année, dans la *Revue des Sciences pures et appliquées*, sur l'état de la Biologie.

lement par les chromosomes ; chaque chromosome fixe une partie des propriétés de l'espèce. Ce postulat implique nécessairement la notion de la permanence et de l'individualité chromosomiques. Si l'on se range à cette opinion, il devient extrêmement important d'étudier de très près la façon dont se comportent les chromosomes au cours des mitoses maturatives. Les expressions de *division équationnelle* et de *division réductionnelle* prennent alors toute leur signification, et il n'est pas de question biologique plus intéressante à élucider maintenant que celle de la maturation des produits génitaux.

Je n'ai pas l'intention de traiter ici l'idée de la matérialisation des phénomènes héréditaires, ni d'envisager sa légitimité. Sans doute, on n'a pas prouvé d'une façon absolue que les chromosomes représentent exclusivement le plasma germinatif, et il demeure possible qu'ils ne sont pas les seuls détenteurs des caractères héréditaires. Si telle était la vérité, l'intérêt qui s'attache à leur étude serait considérablement diminué. Mais leur étude détaillée ne serait pas moins désirable pour cela. La structure nucléaire mérite encore de nombreuses recherches ; toutes les difficultés qu'elle présente au seul regard de la morphologie sont loin d'avoir été résolues. Même dépouillée complètement de l'attrait qu'elle emprunte aux questions d'hérédité, il reste toujours à une telle étude d'apporter un peu plus de netteté dans la connaissance de l'ensemble cellulaire.

D'autre part, à un moment où la biologie est sur le point d'entrer dans la voie expérimentale, où se multiplient partout les recherches de génétique, où l'on tente des hybridations de types éloignés, il semble particulièrement nécessaire de revoir si les idées acquises sur les mitoses multiplicatrices ou réductrices sont toujours valables. Sans doute, les recherches de Rosenberg (**1904**) sur les croisements de *Drosera*, celles de Meves sur la spermatogénèse de l'Abeille et du Frelon (**1907**), celles aussi de Von Baehr (**1909**) sur les Aphidiens

méritent le plus vif intérêt. Ces travailleurs ont été appelés, chacun de son côté, à interpréter des mitoses maturatives et nous avons tout lieu de croire qu'ils ont décrit fidèlement ce qu'ils voyaient dans leurs préparations. Mais, ils ont aussi, dans une certaine mesure, tenu compte des connaissances actuelles sur ces sortes de mitoses. Comme ils ne se proposaient pas exclusivement l'étude de leur fonctionnement, il est à craindre qu'ils ne les aient interprétées à travers les opinions des spécialistes en la matière. Or, il faut le reconnaître, après dix années de recherches très actives, on n'est pas du tout fixé sur le mécanisme des mitoses maturatives. On rencontre dans ce chapitre un grand nombre de théories qui, toutes, sans doute, donnent satisfaction à l'esprit, mais qui, certainement, ne conviennent pas toutes à la réalité. Plusieurs schémas explicatifs de la réduction sont proposés, alors qu'il est naturel de penser qu'ici comme partout, on doive arriver à l'unité.

Dans ces conditions, n'est-il pas absolument nécessaire, avant toute chose, d'établir nettement les points essentiels des processus réductionnels, de connaître en toute certitude la valeur des éléments réduits. A quoi nous avance de réaliser des expériences bien conduites, s'il nous manque les notions fondamentales qui permettent d'en interpréter sûrement les résultats généraux ?

L'intérêt de la spermatogénèse et de l'ovogénèse réside en grande partie, dans l'étude de la réduction chromosomique. Le phénomène de la réduction, dont la découverte revient entièrement à Edouard Van Beneden, est depuis longtemps considéré comme une loi générale du développement.

On sait en quoi consiste essentiellement cette réduction : d'une génération d'éléments cellulaires renfermant n chromosomes dérive, par l'intermédiaire de processus spéciaux, une génération de cellules à $\frac{n}{2}$ qui constituent les éléments reproducteurs proprement dits. Ainsi, d'un côté on obtient

la spermatide, élément réduit pourvu de $\frac{n}{2}$ chromosomes, et de l'autre l'ovotide, pourvue également de $\frac{n}{2}$ chromosomes. La spermatide, sous sa forme dérivée mobile ou spermatozoïde, se fusionne avec l'ovotide dans l'acte même de la fécondation. Les chromosomes de l'une s'ajoutent à ceux de l'autre, et le nombre n que comporte tout élément somatique est définitivement reconstitué.

Dès lors, grâce à la division longitudinale équationnelle, qui a pour effet de donner deux noyaux qualitativement identiques au noyau primitif, un nombre considérable de cellules à n prendront naissance aux dépens de ce premier élément somatique qu'est l'œuf fécondé. Par la multiplication répétée de ces cellules s'édifient ainsi les êtres adultes dont tous les noyaux renferment régulièrement n chromosomes.

Si le fait biologique de la réduction est une vérité incontestable, si aucun doute ne s'élève plus maintenant sur ce résultat capital, en revanche il est toujours question de savoir de quelle manière et à quel moment de l'évolution des produits sexuels se réalise ce remarquable processus. La réduction s'opère-t-elle au cours d'une mitose particulière, comme le pensait Weissmann ; ou bien, se réalise-t-elle spontanément au sein même du noyau d'une cellule-mère, comme l'ont voulu quelques auteurs ?

Pour ceux-ci, la réduction numérique s'opérerait dès avant les mitoses de maturation, soit que le noyau des ovogonies ou des spermatogonies ne renferme déjà plus que la moitié du nombre des chromosomes de l'espèce, soit qu'une véritable réduction s'effectue dans le noyau de l'ovocyte et du spermatocyte de premier ordre. Dans les deux cas, les mitoses maturatives ressemblent alors de tous points aux mitoses somatiques, à cela près qu'elles se font sur le nombre déjà réduit. (*Schéma eumitotique* de Korschelt (1903).

En ce qui concerne la réduction numérique au niveau des ovogonies et des spermatogonies, c'est-à-dire, lors du

passage des cellules somatiques aux cellules-mères des éléments sexuels, Boveri a pensé jadis qu'elle devait s'effectuer par résorption d'une moitié des chromosomes dans le noyau ; mais cette opinion est complètement abandonnée aujourd'hui. Chacun sait maintenant que les gonies renferment toujours le nombre somatique régulier.

Quant au mode de réduction dans le spermatocyte ou l'ovocyte I, je rapporterai surtout l'opinion de Meves (**1897**) : le matériel nucléaire, au lieu de s'organiser, ainsi que cela a lieu normalement en n chromosomes, ne se dispose au contraire qu'en $\frac{n}{2}$ qui peuvent être considérés comme bivalents, par segmentation d'un spirème en $\frac{n}{2}$ tronçons. Dès **1893**, Brauer avait déjà émis l'opinion que dans le spirème de la première division de maturation, il ne se produisait qu'une segmentation transversale sur deux. Je ne me rallie aucunement à ces interprétations, mais elles ont le mérite de localiser exactement le phénomène ; c'est, en effet, le noyau des cytes I qui subit la réduction numérique.

Pour beaucoup d'autres auteurs, la réduction ne s'effectue pas avant les mitoses maturatives. Elle ne fait que se préparer au cours de la longue évolution du noyau des cytes I. Mais deux interprétations différentes se rencontrent encore, selon que l'on reconnaît ou non l'exactitude de la théorie de la conjugaison des chromosomes, selon que l'on admet ou non le groupement de n chromosomes somatiques en $\frac{n}{2}$ paires dont les éléments seront dissociés au cours de la première mitose maturative.

Lorsque j'entrepiis les recherches cytologiques qui font l'objet de ce mémoire, la théorie de la conjugaison des chromosomes commençait seulement d'être connue, grâce surtout aux remarquables publications des Schreiner qui sont certainement les plus brillants protagonistes de l'idée de la copulation parallèle. Ce sont eux qui, du côté des zoologistes, ont le plus fait pour sa diffusion, depuis la parution de leur tra-

vail de **1905** sur la spermatogénèse de *Tomopteris helgolandica.*

Mais à vrai dire, il y avait longtemps déjà que la science s'était emparée de cette passionnante question. C'est HENKING qui, le premier, en **1891**, propose l'idée d'un accouplement de chromosomes deux par deux, dans la spermatogénèse de *Pyrrhocoris.* Mais l'accolement peut se réaliser diversement ; il importe d'en préciser le procédé. En **1898**, MONTGOMERY pense qu'il se fait grâce à l'aboutement des chromosomes *end to end*, et en 1901, à propos de *Pentastoma*, il suggère que, de plus, la conjugaison s'effectuerait entre un chromosome paternel et son homologue maternel.

En **1900**, un excellent travail de HANS VON WINIWARTER oriente les recherches dans une voie nouvelle qui sera féconde. Il émet pour la première fois l'idée d'un fusionnement latéral de deux filaments chromatiques et de la possibilité d'expliquer par ce processus la réduction du nombre des chromosomes. Il trouve au début de l'évolution des ovocytes des mammifères, dans le noyau, un assemblage de filaments fins, grêles, moniliformes et très longs, nullement anastomosés entre eux, mais reliés par de fines travées achromatiques. C'est le stade des *noyaux leptotènes.* Bientôt, de nombreuses dualités apparaissent qui représentent un acheminement à la conjugaison des filaments deux à deux ; ceux-ci, accolés étroitement, forment un certain nombre de filaments épais, moniliformes, montrant exceptionnellement un dédoublement local des microsomes. C'est le stade des *noyaux pachytènes.*

La plupart des auteurs qui admettent que la réduction numérique est due à une semblable copulation de chromosomes, croient que cette réduction se produit à un stade de l'évolution des cytes I décrit pour la première fois par MOORE (**1895**), au stade *synapsis.* Ce stade, retrouvé depuis dans les groupes les plus divers, se caractérise par la rétraction des chromosomes sous la forme de filaments fins, dits leptotènes, en un point du noyau. Au cours de la rétraction se produit

le parallélisme des filaments chromosomiques qui prépare la copulation. Ainsi serait effectuée la réduction du nombre des chromosomes. La mitose I séparerait les deux chromosomes somatiques entiers accouplés pendant le Synapsis, et devrait par conséquent être considérée comme réductionnelle, au sens de WEISSMANN.

La théorie de WINIWARTER a été reprise dans la suite par un bon nombre d'auteurs, aussi bien botanistes que zoologistes. Parmi les botanistes, dès **1904**, on rencontre les noms de GRÉGOIRE, de BERGHS et de ALLEN ; ensuite viennent s'ajouter ceux de STRASBURGER et de ROSENBERG. Du côté des zoologistes, l'idée de l'accouplement latéral a été, comme je l'ai dit plus haut, particulièrement bien défendue par A et K. E. SCHREINER, dont les résultats ont été confirmés pour les animaux par toute une série de mémoires. Maintenant, la théorie du synapsis et de la copulation des chromosomes est celle qui jouit de la plus grande faveur.

Pourtant, l'idée de la conjugaison, qui se base presque nécessairement sur la notion de permanence des chromosomes et sur celle de leur individualité a été l'objet des plus vives critiques.

Ainsi, pour la Salamandre, matériel étudié aussi par les SCHREINER, « MEVES conteste formellement d'après ses observations personnelles, la possibilité de reconnaître des chromosomes dans les jeuness permatocytes I au repos. Si, par conséquent, les chromosomes de la division précédente sont entièrement disloqués et si ceux de la division suivante ne sont pas encore formés, il ne peut être question de voir dans les images de conjugaison des SCHREINER, qu'une copulation de filaments chromatiques (1) » et non pas de chromosomes. Aussi pense-t-il que seule l'imagination peut retrouver des traces des chromosomes dans l'étape quiescente qui sépare la dernière mitose goniale et les premiers stades préparatoires des mitoses maturatives.

(1) Cité d'après DUESBERG (1908), collaborateur ordinaire de MEVES.

Mais il y a plus : pour Meves (1907) qui se base, non seulement sur les observations de son maître Flemming (1887 et 1891), à l'occasion des mitoses du péritoine et de l'épithélium buccal de la Salamandre, mais aussi sur les siennes propres, on trouve, dans les prophases somatiques, les mêmes images que dans la période d'accroissement des cytes de premier ordre. Toute l'hypothèse de la copulation parallèle repose sur une interprétation défectueuse de la division longitudinale du spirème chromatique, laquelle est beaucoup plus précoce qu'on ne le croit généralement. *Es gibt Keine parallele Konjugation der Chromosomen* ! (1908).

Je ferai remarquer que cette critique avait été faite, dès 1905 par Farmer-Moore. Déjà, à cette époque, les deux cytologistes anglais reprochaient à Grégoire d'avoir pris, pour des dualités d'accolement, le début de la division longitudinale du spirème qui se ferait à la sortie du réseau nucléaire.

Je rappellerai aussi les remarques très justes faites récemment par Häcker (1909) à propos des mitoses ordinaires des Radiolaires du groupe des Aulacanthides. Il signale à la prophase des parallélismes et des torsions de chromosomes l'un autour de l'autre, comme il en a été décrit à la prophase de la première mitose maturative, et sur lesquels a été édifiée la théorie de la conjugaison.

Comme il n'entre pas dans mon dessein de faire ici l'exposé complet de la question des chromosomes et des mitoses maturatives, telle qu'elle se présentait au moment où j'accomplissais mes premières recherches, je n'étendrai pas plus longuement cet article.

Qu'il me suffise d'ajouter qu'à cette époque, les plus récentes critiques, adressées à la théorie de la copulation remettaient à l'ordre du jour, comme on a pu le voir un peu plus haut, l'étude de la mitose ordinaire. Avant de conclure sur la valeur et le mécanisme de la réduction, j'ai pris soin de m'instruire par mes propres yeux sur la morphologie des noyaux en général et j'ai refait complètement, au moins en ce qui concerne les

chromosomes, l'étude de cette mitose ordinaire. Si j'ai bien fait d'agir ainsi, si la précaution que j'ai prise m'a réellement permis d'atteindre à quelques résultats plus féconds, j'espère que mes conclusions apaiseront pour un temps les polémiques cytologiques actuelles.

Le zoologiste qui assiste à ces discussions éprouve les plus grandes difficultés à s'orienter dans le pêle-mêle des propositions contradictoires. Le nombre inquiétant de mots tout nouveaux rebutants et d'ailleurs parfaitement inutiles, employés par certains auteurs, n'est pas fait non plus pour le rassurer. Et il ne tarde pas à se lasser d'un conflit qui lui paraît si lointain et si obscur.

Technique employée

Fixateurs : liquide platino-osmique de Hermann, liquide chromo-acéto-osmique de Flemming, solution de Gilson-Petrunkewitsch ; liqueur de Tellyesnicki.

Colorants : hématoxyline au fer de Heidenhain ; hémalun; hématoxyline de Ehrlich (rarement)

PREMIÈRE PARTIE

La mitose homéotypique

Dénominations. — Flemming a désigné dans son travail de 1887, sous les noms de *homéotypie* et *hétérotypie* deux variantes de son schéma général. Ces deux sortes de mitose ont, dans la pensée de Flemming, un caractère commun : la division longitudinale y est précoce. Tandis que dans le schéma classique, la division longitudinale se montre seulement à la métaphase, au moment où les anses sont disposées en une couronne équatoriale régulière, elle se montre ici déjà dans le stade spirème prophasique.

Voici maintenant, toujours d'après Flemming, quelles différences sépareraient l'homéotypie de l'hétérotypie.

Dans l'*homéotypie*, les anses jumelles se séparent aussitôt ; elles sont donc libres dans la couronne équatoriale. A la dislocation de celle-ci, elles se dirigent moitié par moitié vers les pôles ; les couronnes polaires ont ainsi la moitié moins de bâtonnets que la couronne équatoriale.

Dans l'*hétérotypie*, au contraire, les anses jumelles se resoudent par leurs bouts en formant un *anneau* qui vient se placer à l'équateur de la figure. En se soulevant vers les pôles, les anses forment une ellipse allongée, couchée longitudinalement sur le fuseau, puis elles se séparent à l'équateur et s'éloignent.

En somme, d'après ce qui précède, un seul caractère distingue l'hétérotypie, c'est la longue durée de la métaphase ; et l'on comprend que, décrites de cette façon, ces deux formes de mitose aient été considérées comme de simples variations qui n'altèrent en rien le schéma général de la division indirecte.

Or, d'accord en cela avec un certain nombre d'auteurs, j'espère montrer dans la suite qu'il existe, au contraire, une différence capitale entre les deux modes mitotiques désignés par Flemming. *Tandis que l'un caractérise toutes les mitoses somatiques en général, l'autre est le seul processus qui réalise la réduction numérique des chromosomes.* D'après le présent travail, l'hétérotypie caractérise exclusivement la première mitose de maturation.

Je vais d'abord étudier comment les chromosomes se comportent au cours des mitoses somatiques.

A. DANS L'ÉPIDERME DE SABELLARIA SPINULOSA Leuck.

Pl. I, fig. 1 à 12.

Matériel. — Les mitoses étudiées ici proviennent de coupes faites dans la région antérieure de *Sabellaria*. On sait que chez cette annélide, le corps présente en avant une masse muscu-

laire considérable, formée de deux parties plus ou moins complètement soudées. Une couronne de grosses soies de configuration variée, ou *palées*, surmonte cette masse musculaire profondément excavée sur la face ventrale. La dépression ventrale est encadrée, par des appendices cirriformes disposés en séries transversales et communément désignés sous le nom de tentacules de l'Hermelle. C'est l'épiderme de l'un de ces tentacules qui m'a fourni tous les stades décrits dans ce chapitre.

La section transversale d'un tentacule est généralement subrectangulaire. Or, la configuration de l'épiderme diffère selon qu'on examine l'un ou l'autre des grands côtés de cette section. D'un côté, en effet, l'épiderme est fort peu élevé et constitué de cellules cubiques dont le nombre est relativement restreint. Parmi les noyaux dont un certain nombre sont « en mitose », il y en a quelques-uns de petite taille et d'apparence fripée qui se colorent plus intensément ; quelques autres sont au contraire, volumineux, clairs et turgescents. De l'autre côté, l'épiderme est constitué par des cellules élevées, les noyaux sont nombreux et allongés dans le sens de la cellule. Tandis que, précédemment, les cellules étaient limitées à la surface libre par une cuticule nue, la plupart des éléments sont ici pourvus de cils vibratiles assez courts, dont on reconnaît aisément les cônes radiculaires. Je ne rencontre jamais de mitose de ce côté.

A droite et à gauche de la région ciliée, les noyaux ne sont pas orientés selon la normale et ils ont toutes les apparences de noyaux migrateurs. On ne peut pas dire que l'on voit nettement les limites cellulaires ; un grand nombre de fibrilles à direction perpendiculaire vont de la cuticule à la basale ; elles sont des fibres spongioplasmiques de soutènement ; il est difficile de les différencier des membranes cellulaires, s'il en existe.

Sous l'épiderme cilié, la basale est légère ; mais, du côté opposé, la membrane basale est extraordinairement épaissie,

par suite de l'accumulation à son intérieur d'une abondante matière colloïdale, de consistance gélatineuse, offrant dans les coupes de grandes analogies avec la substance fondamentale des cartilages.

A l'intérieur de la basale, existe un revêtement peu important de tissu conjonctif qui limite une cavité axiale ne renfermant jamais d'éléments figurés. Je n'ai pas établi les rapports de cette cavité, mais je pense qu'elle est d'origine secondaire, et due à un creusement, selon l'axe tentaculaire, dans le tissu blastocœlien.

Télophase.

Je débuterai par l'observation de la télophase, et non par l'examen direct du noyau quiescent, ainsi qu'il a été fait trop souvent ; ce dernier étant seulement le résultat final de toutes les transformations télophasiques et s'expliquant par elles.

Lorsque les chromosomes sont parvenus au pôle, ils sont pressés étroitement les uns contre les autres de façon à ce que leurs courbures viennent en contact, tandis que leurs extrémités libres sont encore plus ou moins éloignées les unes des autres. En effet, les anses chromosomiques ayant la forme de V dont les branches sont tantôt égales, tantôt légèrement inégales durant l'ascension polaire, la pointe du V est tournée vers le sommet du fuseau, tandis que les branches sont dirigées obliquement par rapport à l'axe longitudinal. Il en résulte cette figure caractéristique, bien connue sous le nom de *couronne polaire fille*, incurvée sur sa face polaire et bombée sur la face opposée. Cet amas concavo-convexe où les limites des chromosomes ne se laissent pas toujours reconnaître facilement a bien été étudiée par Grégoire et ses élèves, sous le nom de figure de *tassement polaire*, que je lui conserverai volontiers.

J'ai eu un nombre assez élevé de ces couronnes polaires à ma disposition, et si la plupart défièrent l'analyse par leur

excessive contraction, quelques-unes m'ont permis d'affirmer à mon tour que l'individualité des anses n'y était nullement compromise ; il y a contact intime et non pas fusion. Deux faits plaident en faveur de cette opinion : 1° Comme les chromosomes n'ont pas tous rigoureusement la même taille, ou bien ne se trouvent pas tous situés au même niveau dans la couronne, les extrémités libres de quelques-uns, tournées vers l'équateur, dépassent l'ensemble de la masse chromatique en faisant des saillies nettement accusées. Des saillies identiques se montrent du côté des coudes polaires ; 2° Avec l'aide d'un bon éclairage, en faisant jouer la vis micrométrique et en déplaçant convenablement le condensateur, on se rend compte que loin d'être une masse de surface lisse, unifiée, elle est au contraire toute en reliefs et découpée profondément par des sillons allongés qui correspondent aux limites des branches chromosomiques. A ce stade, il est déjà difficile ici de reconnaître le cône achromatique qui est rentré dans le protoplasme fondamental.

L'examen des extrémités libres, qui font saillie hors de la masse de tassement polaire, est extrêmement intéressante.

L'extrémité de chaque branche n'est pas celle d'un bâtonnet indivis. Contrairement à ce que l'on pourrait attendre, chacune est double et un examen attentif ne tarde pas à révéler que le corps tout entier de chaque chromosome est dédoublé.

Des aspects, comme celui qui est représenté dans la figure 6. ne peuvent laisser aucun doute à cet égard. Les anses du tassement polaire sont déjà toutes divisées longitudinalement. Lorsque je reconnus cette particularité pour la première fois, je tentai de l'expliquer par le fait que les deux branches des anses s'étaient rapprochées très étroitement l'une de l'autre au cours de la télophase. Mais la suite de l'observation prouva que cette supposition est parfaitement inutile, et qu'il s'agit là de toute autre chose.

A la contraction du tassement polaire succède bientôt,

et dans la même situation, un premier mouvement de détente qui a pour résultat l'élargissement de la couronne. Les inégalités de longueur des extrémités s'accusent, en même temps que les chromosomes commencent à s'écarter les uns des autres. Il devient possible d'entreprendre la numération des anses qui entrent dans la constitution de chaque couronne polaire.

J'ai toujours compté avec certitude 8 anses à ce stade. Même avec un peu d'habitude, je parvenais à retrouver ce nombre dans les couronnes plus massives. Mais il faut s'entendre dans ces conditions sur la valeur du mot *anses*. Comme je l'ai dit plus haut, chacune offre d'une façon tout à fait claire une fente longitudinale complète. Ce qui fait qu'au moment où la couronne se transforme, nous rencontrons à chaque pôle 8 chromosomes dédoublés, soit 8 paires d'anses chromosomiques. C'est aux dépens de ces 8 paires que va se reformer le noyau-fille.

Le nombre somatique. — Maintenant comment devons-nous établir le nombre somatique d'après ces données ? Devons-nous arrêter le nombre à 8 ou bien à 16 ? Si l'on tenait compte jusqu'au bout des notions classiques qui localisent la division longitudinale à la fin de la prophase ou à la métaphase, il faudrait, quoique cela paraisse bien difficile, choisir 16 ; car, il est indubitable que, d'ores et déjà, l'on a affaire à 16 chromosomes et non plus à 8.

De deux choses l'une : ou bien le nombre somatique de Sabellaria est 16, les chromosomes étant naturellement groupés par paires. Et alors on doit être saisi de la justesse de l'opinion récente de Strasburger, quand il dit que les chromosomes somatiques vivent normalement groupés par paires. Ou bien, le nombre somatique est 8 ; la notion classique de la division longitudinale est fausse pour le cas présent, et nous sommes en droit, dès maintenant, de nous demander si elle est acceptable ailleurs.

Avant d'aller plus loin et de nous rendre compte complè-

tement de cette singularité, qui n'est probablement qu'apparente, acceptons la constatation pure et simple. *Au stade de la télophase, au moment où le noyau se reconstitue, les chromosomes de Sabellaria se présentent sous la forme de* 8 *paires, bien individualisées, d'anses étroitement réunies dans chaque paire.*

Le suc nucléaire. — En admettant qu'ils y soient jamais, les chromosomes ne demeurent pas longtemps nus dans le cytoplasme cellulaire. Ils sont bientôt entourés d'une atmosphère particulière qui peut être considérée comme la première manifestation du suc nucléaire.

On manque complètement de données précises sur l'apparition de cette atmosphère chromosomique et on en est réduit à des suppositions. J'ai observé le plus profondément qu'il m'a été possible toute cette partie transitoire de l'évolution nucléaire, et j'ai acquis la conviction que l'imbibition du début était due aux chromosomes eux-mêmes. Il ne faut pas, en effet, se représenter la substance chromosomique, même au moment qu'elle est le plus condensée, comme une matière solide et plus ou moins impénétrable, mais bien comme substance visqueuse, semi-fluide. Meves et Grégoire en ont déjà fait la remarque. Je pense qu'au moment de la détente, cette substance laisse aller une partie de son eau de constitution, peu abondante au début, mais suffisante pour isoler chaque chromosome du cytoplasme ambiant.

Dès que le liquide intrachromosomique a commencé de sortir, toute la masse du tassement polaire subit une transformation curieuse. L'ensemble de la couronne gonfle manifestement, et il est dès lors certain qu'elle le fait autrement qu'avec ses propres ressources. Déjà s'établissent d'une façon active des courants liquides allant du cytoplasme aux chromosomes. On a l'impression d'assister à l'hydratation progressive du magma chromatique antérieur.

Le premier résultat de l'hydratation, ou du moins, de ce qui en offre l'apparence, est donc l'accroissement de l'ensemble

des chromosomes. Mais comme ceux-ci ont conservé la même masse qu'auparavant, ils doivent nécessairement s'allonger. Ils s'allongent et ils s'écartent parce que le futur noyau gagne en hauteur et en longueur tout à la fois. On arrive ainsi aux conditions de la figure 7.

Ce qui frappe au premier abord, c'est la répartition par paires des anses chromosomiques. Cinq paires seulement sont représentées dans chaque noyau-fille; mais le nombre complet est 8. J'ai dessiné cette mitose entre plusieurs autres au même stade, parce qu'elle montrait mieux les *couples chromosomiques*. On retrouve ici les anses doubles de la figure 4 ; on peut juger, en les comparant, du travail de *différenciation*, accompli depuis le stade de tassement polaire.

Anastomoses. — Les anses se sont déjà considérablement allongées ; elles sont au nombre de 16 qui représentent *deux fois le nombre somatique de Sabellaria*. En s'allongeant encore elles se présentent sous la forme de filaments fortement amincis, granuleux, moniliformes. Le sommet des V est en train de perdre son aspect angulaire et de s'arrondir ; les branches s'écartent l'une de l'autre dans chaque anse. Quant aux extrémités libres, elles manifestent déjà une tendance à se recourber vers l'axe longitudinal de l'ancienne figure mitotique. De fines anastomoses se sont établies entre toutes les anses, réunissant les paires différentes entre elles et, dans chaque paire, les branches les unes aux autres. La formation des anastomoses a déjà été étudiée par quelques auteurs, mais aucun, semble-t-il, n'a apporté une solution satisfaisante. Je rapporterai seulement l'opinion de Boveri et celle de Grégoire.

Pour Boveri (**1887**), les ponts anastomotiques proviennent de la fusion de deux bourgeons poussant sur les côtés de deux chromosomes voisins.

Grégoire (**1903**) explique autrement la formation de ces trabécules. Pour lui, elles prendraient naissance à l'issue du tassement polaire, lorsque les anses se dégagent. Elles seraient « de la substance chromosomique étirée entre deux

bâtonnets qui s'écartent l'un de l'autre, après un contact assez étroit. » Comme sur le vivant, les chromosomes possèdent une consistance visqueuse, en s'éloignant, après contact, il est naturel que leur écartement amène la formation d'anastomoses nettement chromatiques, prenant les colorants spécifiques aussi bien que les chromosomes eux-mêmes.

Je ne puis apporter d'observation personnelle sur cette question. La taille des chromosomes étudiés ici ne m'a pas permis de tenter une analyse sérieuse. L'explication de Grégoire paraît la plus naturelle au premier abord et surtout la plus simple ; elle a l'avantage de n'avoir recours qu'à l'interprétation physique, tandis qu'avec Boveri nous entrons tout de suite dans un ordre de considérations beaucoup plus lointaines.

Il est vrai, en effet, comme le fait remarquer Grégoire, qu'on ne se rend pas facilement compte de ce bourgeonnement rapide des chromosomes, pour former les liens latéraux. Cependant, j'aurai l'occasion de montrer ultérieurement qu'il est impossible de se faire une conception approfondie de la structure quiescente sans admettre la théorie pseudopodiale de Boveri.

A mesure que les anses jumelles s'allongent, croît le nombre des anastomoses. Elles s'établissent au niveau des épaississements, ou, pour parler plus exactement, là où l'anse est restée d'un calibre plus fort en s'étirant. Ces anastomoses sont, comme l'a décrit Grégoire, plus larges au point où elles s'amorcent à deux chromosomes voisins et étirées dans leur portion médiane ; comme cela se passerait, si la substance chromosomique avait la consistance de la glu.

La formation des anastomoses était importante à considérer, parce que c'est, pour une partie, grâce à elles que l'on arrive à la compréhension de la structure rétiforme de l'état quiescent.

La subdivision. — Mais une autre modification s'ajoute, qui opère parallèlement à l'étirement des anses et à l'acqui-

sition d'anastomoses. La substance de chaque anse-jumelle est le siège de modifications internes curieuses. Elle se creuse lentement, par suite de la pénétration de suc nucléaire à son intérieur. Au début, cela paraît s'opérer d'une façon irrégulière. Parfois, les petites cavités partielles confluent les unes avec les autres ; parfois aussi, les branches paraissent striées en travers, plus ou moins obliquement. Quoi qu'il en soit, *ce processus a pour résultat de découper la substance chromosomique en deux maigres filaments offrant un parallélisme hésitant.* Souvent même, le parallélisme est masqué, parce que le creusement et le partage se sont réalisés de telle façon que les moitiés longitudinales obtenues tournent l'une autour de l'autre, à la manière de deux spirales entrelacées et très rapprochées.

D'autres fois encore, le phénomène de creusement ne se manifeste pas d'une façon bien évidente ; les cavités se creusent, mais ne confluent pas. Quoique l'anse conserve son apparence moniliforme, elle a perdu son contour net et il est certain qu'elle est sur le point de subir à son tour cette division longitudinale en spirale.

Mais, alors même que les anses jumelles offrent cette différenciation, elles constituent toujours une succession régulière d'élargissements et de rétrécissements, elles présentent toujours la structure perlée qu'elles avaient acquise lors de leur allongement.

Avant d'aller plus loin, récapitulons brièvement ce qui précède :

1° Nous avons vu que la couronne polaire comprenait 8 chromosomes déjà dédoublés, soit 8 paires d'anses encore étroitement rapprochées. C'est donc que la *division longitudinale* existait déjà au moment où les chromosomes passaient de l'anaphase à la télophase. A la télophase actuelle, la fente que présentent les 8 chromosomes ne fait que s'élargir, par suite du gonflement de la figure de tassement polaire ;

2° Lorsque les 8 paires de chromosomes se sont détendues

et allongées, chaque moitié longitudinale subit aussitôt, pour son compte, les débuts d'une autre division longitudinale. *Il y a donc à ce moment, non seulement division des chromosomes, mais même subdivision.*

Orientation des anses dans le noyau. — Pendant que tous ces phénomènes préparatoires s'amorcent, il est certain que l'ensemble des chromosomes, dans cet état, peut et doit être considéré comme un véritable noyau. Le futur noyau quiescent n'est au fond que le résultat du gonflement progressif de la couronne polaire. L'orientation de celle-ci sera celle du noyau qui en dérivera, et l'on peut affirmer que les anses garderont, en plein état quiescent, la même disposition les unes par rapport aux autres que dans la couronne. L'architectonique de celle-ci est aussi celle du noyau complètement développé.

A cela près, que les anses-jumelles préformées ont subi à leur tour les débuts de la division longitudinale, nul événement important n'est survenu pendant le gonflement ; même, il sera possible de reconnaître la disposition des anses jumelles par paires à l'intérieur du noyau. Elles restent accouplées, comme elles l'étaient déjà préalablement.

Les rapports des anses entre elles peuvent être précisés. Au début, l'une des branches de chaque anse occupe une position superficielle dans la couronne polaire, l'autre étant située plus à l'intérieur. Mais, par la suite, en même temps que l'anse s'allonge et s'égrène, la branche la plus interne est ramenée à la surface du noyau naissant. En sorte qu'elles paraissent à la limite entre le noyau et le cytoplasme sous la forme de côtes tendues régulièrement les unes auprès des autres, en donnant l'impression qu'elles soutiennent cette limite. Cet aspect caractérise surtout le flanc du noyau. Dans le champ antipolaire, au fur et à mesure que le noyau accroît son volume, les extrémités des branches subissent de légers déplacements qui altèrent dans une certaine mesure la régularité première. Ces extrémités chevauchent les unes sur les autres. Pareil

lement, dans la région polaire, les courbures se recouvrent en partie.

Entourant et baignant l'ensemble des chromosomes, tel qu'il vient d'être présenté, se trouve un liquide qui augmente rapidement, et dont l'accumulation autour des chromosomes détermine la formation en plein cytoplasme d'une véritable vacuole. C'est le suc nucléaire ou *enchylema* des auteurs. Il est réfringent, et demeure, en général, tout à fait incolore sous l'action des réactifs. Cependant, à ce stade, le jeune noyau, en dehors des anses et des anastomoses les plus évidentes offre une coloration particulière. Faut-il admettre que le suc nucléaire est assez épais pour présenter une sorte de réseau structural sidérophile, dont nous ne voyons pas le détail, mais dont l'image d'ensemble est seule accessible ? Ou bien, est-ce là le fait de tout un système de très fines anastomoses de substance chromosomique ? Il est difficile de répondre, parce que nous voici portés à la limite de la visibilité.

A mesure que la couronne polaire se développe en un noyau, le cytoplasme est repoussé par le suc nucléaire. Mais cela ne se fait pas d'une façon uniforme ; le contour du noyau n'est pas tout d'abord régulier. La limite entre suc nucléaire et cytoplasme figure au contraire une ligne sinueuse, tendue d'une branche chromosomique à une autre sur le pourtour du noyau. Ce qui détermine la production de saillies méridiennes, de côtes à la surface du noyau correspondant aux chromosomes. Dans cet état, le noyau a l'aspect fripé et dégonflé. Mais, en réalité, il est en train de devenir turgescent.

La membrane nucléaire. — Il est temps de se demander quels sont au juste les rapports du suc nucléaire avec le cytoplasme qui le contient. Il y a deux façons de concevoir la limitation du noyau :

1° On admet que les chromosomes gonflant à la télophase se transforment, chacun, en une vésicule limitée extérieurement par une lamelle de substance chromosomique appartenant au bâtonnet lui-même. Bientôt les vésicules augmentent

de volume et paraissent se souder. Le noyau, résultant de la confluence des diverses vésicules, serait donc finalement clôturé par une membrane de provenance chromosomique (Van Beneden, Van der Stricht, Henneguy).

2° Le noyau est dépourvu de membrane propre. Il est contenu dans une vacuole cytoplasmique sur le bord de laquelle le cytoplasme se condense peu à peu jusqu'à constitution d'une membrane véritable. Ainsi que l'exprime Grégoire, « la membrane du noyau ne différerait donc ni dans son origine, ni dans sa constitution d'une membrane vacuolaire quelconque. » (Strasburger, Grégoire, etc.)

Après la description que j'ai donnée de la reconstitution du noyau, il n'est pas douteux que je partage cette seconde opinion. A mes yeux, la couronne polaire est d'abord nue dans le cytoplasme, puis elle baigne bientôt dans une atmosphère liquide qui est le premier indice du suc nucléaire. Celui-ci, qui est soutiré ensuite au cytoplasme, vient s'ajouter à cette sécrétion. Le cytoplasme borde directement l'atmosphère liquide qui enveloppe entièrement la masse des chromosomes. Lorsque ceux-ci sont devenus de longs filaments moniliformes pourvus d'anastomoses latérales, ils sont en contact avec la limite cytoplasmique, ils circulent à sa face interne, et ils donnent ainsi l'illusion de lui appartenir. Je partage donc l'avis de Rabl et de Grégoire sur l'achromaticité de la membrane nucléaire, dans la mesure où on entend, par là, lui refuser toute origine chromosomique.

Absence de spirème. — On a vivement discuté pour savoir si les anses-filles redonnaient un spirème continu à la télophase, ainsi qu'il est encore admis par les auteurs demeurés fidèles à la description de Flemming. On sait en quoi cela consiste : les chromosomes-filles, arrivés aux pôles se fusionnent par leurs extrémités libres. Il en résulte un filament pelotonné dit *peloton-fille,* analogue à celui qui se forme à la prophase et que Flemming appelait *peloton-mère.* Van Beneden, Rabl et Boveri ont attaqué la formation de cette

figure dans les mitoses animales. Grégoire et son élève Wygaerts (1904) ont montré qu'elle n'existe certainement pas dans les mitoses somatiques de *Trillium*. Son autre élève Kowalski (1904) nie également la formation d'un peloton-fille dans les cinèses somatiques de la Salamandre. Cela semble indiscutable dans le cas des figures où l'on aperçoit les extrémités libres subissant isolément toutes les transformations télophasiques. Tel est le cas bien connu et justement exploité de la reconstitution du noyau dans les blastomères de segmentation de l'œuf d'*Ascaris*.

En général, on a pu croire à la formation d'un peloton parce que l'on a été trompé par quelques apparences. Il se peut en effet que les extrémités des anses se mettent en continuité par suite d'une rencontre fortuite. D'autre part, très souvent, lorsque la liaison entre extrémités existe, elle ne se fait pas entre deux chromosomes, mais entre les deux extrémités d'un même chromosome ; ce n'est guère le moyen d'obtenir un spirème continu. Une autre cause d'illusion vient du fait suivant : à mesure que le noyau se dilate, il régularise son contour et tend vers la forme sphérique. Dans ce mouvement vers l'état de turgescence, les branches des anses dont la position est superficielle, sont entraînées vers le *gegenpolseite*, où elles convergent forcément et s'intriquent. Ainsi dans la figure 7, surtout dans la partie droite, on peut voir comment les anses recourbent leurs extrémités vers l'intérieur. Une telle disposition prête facilement à l'illusion ; on conçoit que si l'on a affaire à un noyau renfermant un nombre élevé de chromosomes, et si ceux-ci sont d'assez grande taille, il soit facile d'admettre que les anses se soudent pour la formation d'un spirème télophasique.

La figure 8 représente un jeune noyau vésiculeux en train de régulariser ses contours. Le bord est encore lobé et irrégulier, aussi bien dans le champ polaire que dans la région de l'antipole. Mais, à mesure que se fait l'accumulation de suc nucléaire, la tension s'élève et les concavités de la surface

disparaissent. Les chromosomes continuent de dessiner des côtes superficielles assez rigoureusement parallèles. Leur nombre semble bien être de 16 ; ils correspondent aux moitiés longitudinales primaires déjà indiquées dans la couronne polaire. Ce sont les mêmes anses filamenteuses dans lesquelles j'ai décrit le creusement de cavités irrégulières lié à une pénétration active du suc hyalin dans leur substance.

A ce stade, il n'est pas toujours commode de retrouver les traces de la subdivision. Elle est voilée en partie par suite de l'allongement considérable qu'ont subie les anses en devenant filamenteuses. Mais la disparition, ou plutôt la non-visibilité, est seulement partielle ; les branches présentent toutes un aspect particulier attestant qu'elles sont pénétrées et découpées par le liquide ambiant. La substance chromosomique y a perdu son homogénéité, et corrélativement, leur coloration est de moins en moins vive.

Mais, ce qu'il importe avant tout de signaler, c'est que l'ensemble du noyau a conservé la forme générale de la couronne polaire. Celle-ci était concavo-convexe, les chromosomes étant régulièrement orientés du champ polaire de cette couronne au champ opposé tourné vers l'équateur de l'ancienne figure mitotique. De bonne heure, elle manifestait la tendance à s'allonger dans le sens transversal. Lorsqu'elle gonfle et qu'elle se transforme en un jeune noyau vésiculeux d'apparence fripée, elle accuse cette tendance et acquiert rapidement une symétrie bilatérale. Aussi le jeune noyau ne se présente-t-il pas sous la forme d'un disque aplati. Il affecte au contraire la forme d'un biscuit plus long que large et encore concavo-convexe, à l'image de la couronne polaire dont il dérive directement. La figure 9 donne une idée assez exacte de la courbure d'un noyau à ce moment de son développement. Il ressemble à un boudin trapu, recourbé sur lui-même avec une sorte de hile prononcé et deux extrémités latérales en forme de mamelon. Dans le creux du hile se trouvent les vestiges du cône filamenteux complètement mêlé au cytoplasme.

La gonomérie. — Cette figure montre, en outre, quelle représentation il convient de se faire de la disposition des 16 anses chromosomiques dans le noyau. Il apparaît clairement que ce dernier est composé de deux régions, dont chacune correspond à la moitié des chromosomes. On ne peut s'empêcher de voir dans ce bourrelet courbe la présence de deux noyaux constituants accolés l'un à l'autre, et renfermés dans la même enveloppe de cytoplasme. Au sommet de chaque mamelon latéral convergent les courbures de 4 paires d'anses filamenteuses dont les extrémités libres siègent dans le champ antipolaire. Il y a bien en cet endroit existence d'un centre idéal, autour duquel les courbures des anses se disposent en une sorte d'aster chromatique. Je propose d'appeler ce lieu du noyau sous le nom de *chromocentre*. Le champ polaire sera donc marqué par la présence de deux *chromocentres*, révélant, non seulement les grandes lignes de l'architecture nucléaire, mais aussi la véritable nature du noyau.

On sait qu'un noyau, dès lors toutefois qu'il renferme le nombre normal des chromosomes, est mixte. C'est-à-dire, qu'à l'image du premier noyau de segmentation, il est aussi formé d'un *nucleus* d'origine paternelle ne possédant que la moitié du nombre somatique, juxtaposé dans la même vacuole cytoplasmique à un *nucleus* d'origine maternelle, de même valeur numérique.

Or, durant le cours de la fécondation, au moment où les pronuclei sont le plus rapprochés l'un de l'autre, les chromosomes qu'ils renferment sont orientés comme dans un noyau ordinaire. Autrement dit, les pronuclei eux aussi présentent un champ polaire et un champ antipolaire. Van Beneden avait mis en évidence, dès 1887, que lorsque les pronuclei se regardent l'un l'autre par leurs faces latérales, *les champs polaires sont dirigés d'un même côté vers les sphères attractives.*

Que, dans un pareil *couple nucléaire*, les membranes disparaissent dans la région où les pronuclei se touchent, et l'on obtient un noyau absolument identique à celui que je viens

de décrire. Il dérive de la *juxtaposition latérale* de deux noyaux réduits à $\frac{n}{2}$.

Un certain nombre d'observations ont été faites sur le mode de constitution du premier noyau de segmentation consécutif à la pénétration du spermatozoïde dans l'ovule. Les plus intéressantes sont celles de Rückert et de Häcker (1895) chez les Copépodes. Là, non seulement les pronuclei conservent leur individualité, c'est-à-dire, ainsi que Von Beneden (1887) l'a montré il y a longtemps pour l'*Ascaris*, demeurent à une certaine distance l'un de l'autre et ne réalisent pas la conjugaison, mais aussi les groupes de chromosomes paternels et maternels conservent leur indépendance au cours de la première mitose de segmentation, et même dans les générations ontogénétiques ultérieures.

Cette notion de l'indépendance des substances nucléaires paternelle et maternelle et qui se traduit par la *juxtaposition*, et non la *fusion* des substances chromosomiques d'origine sexuellement différente, remonte à Van Beneden. Mais elle a surtout été développée par Häcker dans son hypothèse de la *gonomérie nucléaire*. A travers toute l'évolution individuelle, les substances chromosomiques paternelles et maternelles resteraient distinctes sous forme de deux lots de chromosomes répartis dans deux régions du noyau.

J'aurai plus d'une fois l'occasion de revenir sur cette théorie qui, en dépit du peu de preuves directes qu'on puisse apporter jusqu'à ce jour en sa faveur, me paraît fixer une des lois fondamentales du développement des êtres sexués.

La forme de noyau recourbée autour des vestiges fusoriaux de la mitose est bien connue. Cependant leur étude n'a pas été suffisamment approfondie parce que l'attention était surtout attirée par les transformations que subissent les vestiges de la sphère, du centrosome, etc., après la reformation de la vacuole nucléaire. Il était pourtant très intéressant de noter la situation des anses chromosomiques dans des noyaux en forme de fer à cheval comme ceux des grosses sper-

matogonies des Batraciens Urodèles. J'ai eu l'occasion d'examiner les stades de la mitose somatique chez la Salamandre. A la télophase, ainsi qu'à la fin de la prophase, les noyaux somatiques se présentent aussi sous la forme incurvée. J'ai pu m'assurer de la présence de deux centres de groupement des anses chromosomiques dans chacun. Au sommet de chacun des deux mamelons latéraux convergent les courbures de 12 anses chromosomiques.

Par la suite, le noyau continue à accroître son volume et bientôt la concavité polaire commence à diminuer. Tandis que la première action de l'accroissement avait eu pour résultat de développer surtout la région antipolaire, maintenant l'accroissement se fait uniformément. En conséquence, la turgescence gagne la face supérieure et le noyau paraît rabattre ses deux mamelons latéraux dans un plan horizontal. Bientôt même le champ polaire devient convexe à son tour, et le noyau tend de plus en plus à se rapprocher de la forme d'un ovoïde régulier.

Le noyau a désormais atteint la forme et la structure qui conviennent à sa période de nutrition, celle que désignent si improprement les termes de *repos nucléaire* et d'*état quiescent*. Dans le champ polaire convergent les sommets coudés des anses ; dans le champ antipolaire, les extrémités des branches se terminent librement. Les branches des anses, dont la position est superficielle, descendent sous la membrane nucléaire, du champ polaire jusque dans le champ opposé, à la manière de méridiens irréguliers. J'insiste sur cette orientation fondamentale, commune à tous les noyaux sans distinction.

Assez longtemps, les anses qui proviennent d'un chromosome somatique dédoublé à l'anaphase, possèdent, quoique déjà marquées par la structure moniliforme, un calibre uniforme. Le parallélisme entre leurs branches est encore remarquable, mais il s'altère rapidement. Comme elles continuent de s'allonger, les deux anses filamenteuses s'écartent de plus en plus, et cheminent à des profondeurs différentes dans le suc nucléaire. Bref, elles se comportent maintenant irrégulière-

ment l'une par rapport à l'autre, tandis que de fines anastomoses s'établissent entre elles. *Toutefois, elles ne cessent jamais de constituer un couple véritable, bien distinct, qui ne sort pas du territoire chromosomique qui lui appartient.* A ce moment, les anses moniliformes étirées de chaque couple se présentent sous l'aspect de lignes principales irrégulières, dont l'importance tranche nettement sur l'ensemble du fin réseau des anastomoses.

L'examen des figures 10, 11, 12 permet de suivre le développement ultérieur du noyau ainsi constitué. La figure 11 représente un noyau fille reconstitué qui a subi l'aplatissement polaire, mais qui n'a pas encore atteint la taille normale. Tandis que les branches des anses montrent les transformations précédemment décrites, il n'en est pas de même pour les courbures. A part l'allongement, elles sont restées, pour cette région, au stade de la couronne polaire. Des noyaux, ayant cette apparence, ont été décrits dans les télophases de *Batrachoseps*, par Janssens (1905).

Le noyau de la figure 10 est au contraire arrivé au terme de la différenciation chromosomique. Il est vu par le champ polaire, où les anses moniliformes étalent leur courbure considérablement allongée. Un petit grumeau fortement chromatique se trouve d'un côté du noyau, où il réunit les courbures de plusieurs anses filamenteuses. La place qu'il occupe correspond à la position de l'un des chromocentres. C'est un chromoplaste en train de se constituer aux dépens des anses qui correspondent au chromocentre de cette région du noyau.

Dans la figure 12, j'ai représenté un noyau accompli provenant de l'épiderme de l'autre face du tentacule de *Sabellaria*. Les cellules étant très élevées et étroites, le noyau s'est allongé considérablement ; les branches des anses tournent en spirale autour du grand axe du noyau. Deux chromoplastes siègent dans la région des courbures des anses. Il est permis d'admettre que ces 2 chromoplastes correspondent aux chromocentres, sans que cette suggestion entraîne la certitude.

Prophase.

Le noyau a atteint la taille maxima. Toute la durée de l'état dit quiescent correspond en effet à la période d'accroissement pendant laquelle, non seulement la substance des chromosomes a doublé, mais encore la quantité de suc nucléaire. Aussi les noyaux dans cet état sont-ils toujours relativement clairs.

Le premier indice que le noyau est entré dans une phase nouvelle de son évolution est dû au fait que le trajet des chromosomes filamenteux se reconnaît facilement. Il serait impossible de prétendre désormais que le contenu figuré du noyau se présente sous la forme de grains disséminés irrégulièrement sur un substratum réticulé. Dès maintenant, de véritables cordons chromatiques se dessinent nettement qui s'irradient autour des chromoplastes quand il s'en est formé dans le champ polaire. Que se passe-t-il en réalité ?

On assiste purement et simplement à la concentration de la substance de chaque anse chromosomique. Les phénomènes se présentent avec des apparences tout à fait semblables à celle de la télophase. C'est alors qu'on se rend compte exactement du degré de différenciation atteint au cours de la reconstitution nucléaire, parce que les anses se reconcentrent sur place dans la disposition de l'état quiescent. Elles offrent un trajet irrégulier, sinueux ; elles ondulent dans la cavité du noyau où une bonne partie déjà des anastomoses a disparu. Bref, elles méritent bientôt la description accordée dans le schéma classique aux boucles du spirème continu prophasique. (Fig. 1.)

Fait important, les anses en train de reconcentrer leur substance présentent l'orientation et occupent la situation des V doubles que nous avons eues à considérer dans la couronne polaire.

Dans le détail, pour sortir de l'état quiescent, le processus

est très simple. Les grumeaux, les blocs de substance chromosomique disposés en séries linéaires qui représentent les anses, diminuent peu à peu de volume, cependant que les minces tractus de la même substance, qui vont d'un bloc à l'autre dans chaque série linéaire, se renforcent à leurs dépens. De plus, la substance des anastomoses rentre dans le corps du chromosome dont elles étaient issues ; ce qui amène rapidement la disparition de l'apparence de réseau. Les figures s'éclaircissent du même coup. Les anses présentent encore un aspect irrégulier et rugueux dû à leur disposition propre et aussi aux vestiges des anastomoses non encore complètement réintégrées. Puis, elles deviennent de plus en plus lisses en même temps qu'elles régularisent leur trajet. Il n'est pas rare déjà que des parties de filaments spirémateux offrent une homogénéisation complète de leur substance. Ils montrent alors, selon l'axe longitudinal, une mince bande claire qui correspond évidemment à la présence d'un liquide dans le milieu du chromosome. En d'autres termes, on distingue nettement l'existence d'une fente longitudinale : celle-ci représente la subdivision obtenue dans les anses à la télophase précédente.

En se contractant, les anses spirémateuses montreront de mieux en mieux cette fente dont les bords se précisent à mesure. La figure 2 montre les 8 paires d'anses primaires après le mouvement de reconcentration, après la rétraction de toutes les anastomoses. Le noyau, de grande taille, conserve une limite très précise. Le chromoplaste a disparu, il y a longtemps ; les chromocentres sont moins bien indiqués. Maintenant, les anses spirémateuses sont en train de se raccourcir activement. Au premier examen, une certaine confusion paraît régner dans cet ensemble de pelotons, et l'on conçoit jusqu'à un certain point que les premiers cytologistes aient cru à l'existence d'un spirème continu à ce stade. Mais on est vivement frappé par le fait que les anses se trouvent réparties *par paires*, dont les branches sont diversement enlacées. Ce noyau est vu par le champ polaire ; c'est dans cette région

que siègent les courbures des anses : dans la région de l'antipode les anses se terminent librement.

Gemini et dyades homéotypiques. — Le fait que dès le début de la prophase homéotypique, les chromosomes se présentent sous forme de *couples d'anses* doit être signalé tout spécialement. Je propose d'en souligner l'importance, en désignant chaque paire soit du nom de *dyade*, soit du nom de *gemini* créé par Farmer pour un usage beaucoup plus restreint : il y aurait maintenant des *gemini*, *des dyades homéotypiques*, de même qu'à la prophase de la première mitose maturative existent des *gemini*, des *dyades hétérotypiques*.

Les anses épaissies continuent à se raccourcir ; elles perdent l'allure sinueuse, à mesure qu'elles épaississent leur calibre ; et bientôt, elles apparaissent telles que je les ai dessinées dans la figure 3, où elles sont en train d'acquérir la forme trapue qui rendra possible le déclanchement de la mitose.

Ce qu'on remarque le plus, c'est que chacune d'elles présente indubitablement une mince fente qui court sur toute sa longueur, et la clive en deux moitiés longitudinales. Ainsi l'on arrive à la constatation paradoxale que les moitiés longitudinales sont déjà elles-mêmes dédoublées au moment où elles vont se séparer l'une de l'autre.

Huit paires de gemini homéotypiques existent, à la fin de la prophase des mitoses somatiques de Sabellaria, *qui représentent* $8 \times 2 \times 2$ *chromosomes individualisés.*

La disposition des anses dans le noyau, toujours turgescent, est encore curieuse à un autre point de vue. Elles réalisent deux groupements latéraux de 8 anses clivées qui n'ont pas atteint encore leur maximum de contraction. Dans chaque groupe, les courbures des anses sont tournées vers le même endroit qui correspond à l'un des chromocentres du champ polaire. La distinction entre les deux groupes est très marquée dans cette figure 3. C'est la raison qui l'a fait choisir entre plusieurs autres pour la représentation. Dans la majo-

rité des cas, la caractéristique, quoique très apparente, est un peu moins affirmée.

Bientôt, les anses unifient définitivement leurs contours qui deviennent parfaitement lisses. La fente longitudinale est plus vive encore, et il arrive de découvrir des écartements prononcés entre les 2 bandes constituantes (fig. 4). Telles que les anses se présentent, il semble naturel, sinon nécessaire, que chacune d'elles doive se dissocier, dès maintenant, en ses deux moitiés préformées. Or, c'est là ce qui abuse l'observateur rapide.

Voici quels sont les faits :

1° Autour de chaque chromocentre se trouvent 4 couples d'anses subdivisées. En se contractant, leurs extrémités abandonnent la région antipolaire, tandis que, dans la région polaire, les sommets des anses ont, à peu de chose près, conservé la position ancienne ;

2° Les deux groupes chromocentriques se rapprochent. Par suite de ce rapprochement, certaines anses ont leurs branches situées parallèlement au futur grand axe de la mitose et leurs extrémités tournées vers les pôles futurs. La membrane du noyau a disparu depuis longtemps. L'ensemble des chromosomes constitue une plaque équatoriale très irrégulière et très semblable à celles qui ont été décrites par Janssens à l'équateur des secondes mitoses maturatives (*Aplysia* (1904), *Alytes* ♀ (1909), par Bonnevie (1908) et par moi (1911), dans les mitoses somatiques d'*Allium cepa*.

3° Puis la figure se complique du fait que, dans chaque couple de moitiés primaires, l'une commence à remonter vers un pôle, l'autre vers le pôle opposé. Alors, s'ébauche un double mouvement dans lequel les sommets des anses sont entraînés les premiers, pendant que les extrémités des branches s'intriquent les unes les autres.

C'est ainsi que l'on arrive à l'anaphase de la figure 5. Son intérêt consiste surtout en ce qu'elle montre de façon tout à fait remarquable, que les anses du *dyaster* sont groupées par

couples. Au cours du mouvement ascensionnel, les moitiés secondaires se sont comme individualisées, et, désormais que le phénomène essentiel de la mitose est accompli, elles méritent le nom de moitiés primaires destinées à la prochaine division cellulaire. De chaque côté du plan équatorial, se trouvent 8 paires d'anses qui indiquent le nombre somatique de *Sabellaria*.

A la métaphase, les anses s'étaient considérablement contractées ; à l'anaphase, elles s'allongent ; mais, à mesure qu'elles approchent du pôle, elles se contractent de nouveau jusqu'à la formation de la figure de *tassement polaire*. Alors, dans chaque couple, les anses sont reserrées étroitement ; on obtient des aspects qui ont été reproduits dans la figure 6. Le cycle de la mitose homéotypique chez Sabellaria est ainsi fermé.

B. DANS LES SPERMATOGONIES DE SABELLARIA

Pl. II, fig. 13-19, pl. III, fig. 20-33.

Le Testicule. — Comme chez le plus grand nombre des Annélides Polychètes, les testicules se développent directement sur un vaisseau sanguin.

C'est le vaisseau anastomotique latéro-ventral de la branchie qui, chez l'Hermelle, donne les spermatogonies primordiales aux dépens de la couche péritonéale qui lui sert de membrane. On pourra se reporter à la figure anatomique (fig. 28. Pl. 26), donnée par E. Meyer (1887) pour se rendre compte de la position de ce vaisseau génital. Il est issu, dans la région neurale, du vaisseau ventral et il circule d'un côté ou de l'autre de l'intestin, dans l'intervalle hœmocœlien de chaque dissépiment abdominal. Mais il ne fournit pas des éléments reproducteurs sur toute la longueur de son trajet. Au contraire, le développement de la petite glande compacte qu'est le testicule est en réalité assez réduit et correspond à une partie

seulement du parcours du vaisseau entre les deux lames dissépimentaires. D'une façon approximative, on peut dire que, seule, la portion horizontale de ce vaisseau, depuis sa sortie du vaisseau longitudinal ventral jusqu'à l'espace compris entre la masse musculaire dorsale et la ventrale, fournit la grappe des spermatogonies. Aussi, quoique le testicule, dans chaque moitié de somite, soit une production de la face postérieure du dissépiment, il s'en faut que toute la surface de ce dernier serve d'insertion à la glande testiculaire.

L'organisation de celle-ci est fort simple. C'est une masse cellulaire comprenant, tout au plus, une dizaine de rangées de grosses cellules. A l'intérieur de ce groupement, le vaisseau sanguin envoie un certain nombre de courts prolongements eux-mêmes vaguement digités, et dont les extrémités se terminent en culs-de-sac.

La figure 13, représentant une section frontale à travers le testicule, montre sa situation sur le vaisseau, à la face postérieure du dissépiment. La face antérieure, qui appartient au somite précédent, présente une partie du pavillon vibratile constitué par un épithélium vibratile, dans cette région, fort peu élevé.

La situation privilégiée des éléments spermatogoniaux qui sont fixés sur le vaisseau testiculaire a déterminé une croissance continue de ces mêmes éléments qui offrent des dimensions considérables, eu égard à la taille des cellules ordinaires. Le cytoplasme est peu abondant, clair, finement granuleux ; le noyau est remarquablement turgescent et rempli d'un suc nucléaire très pur et très abondant. Très souvent, la couche de cytoplasme qui sépare le noyau, du sang, est réduite à une bande très étroite dans les coupes. Il est manifeste que dans ces éléments la nutrition se fait surtout pour le noyau, et non pour le cytoplasme. On a l'impression que le noyau participe directement à sa nourriture, sans l'intervention du cytoplasme qui serait un intermédiaire passif.

J'ai essayé d'autre part de savoir s'il existe réellement

une membrane de séparation entre le cytoplasme et le sang. Mais l'étude des membranes animales est délicate à aborder. Sans vouloir nier sa réalité objective dans le cas présent, je dois dire que je n'ai pu me convaincre de son existence. Il y a, en tous cas, un plan de séparation bien tranché entre le plasma de la cellule et celui du liquide sanguin.

Dès le premier examen du testicule, on remarque qu'il présente deux zones légèrement différentes à certains égards, quoique d'épaisseur à peu près égale. L'une est plus claire, l'autre plus foncée. Tandis que les éléments les plus rapprochés du vaisseau sanguin apparaissent avec un noyau riche en suc nucléaire transparent et un contenu chromosomique très précis, les cellules les plus éloignées du vaisseau possèdent au contraire un noyau qui retient énergiquement le colorant, et dont la structure est voisine de celle de l'état quiescent. On trouvera, dans la figure 13, l'expression de cette opposition entre la zone claire et la zone foncée du testicule. Je montrerai plus loin qu'on a là affaire, non à deux espèces d'éléments différents, mais simplement à deux états nucléaires successifs.

Je ne puis mieux faire maintenant, pour la narration des mitoses spermatogoniales que de donner, pour chaque figure de la sériation que j'ai obtenue, une courte description qui lui servira de légende.

Les Spermatogonies.

Fig. 14. — En général, les noyaux situés tout contre le vaisseau sanguin sont à ce stade qui correspond, au point de vue de la structure chromosomique, à une télophase.

Le noyau est vu du champ polaire. On découvre dans sa cavité un certain nombre de longues bandes chromatiques qui ont retenu le colorant à l'exclusion du reste du noyau. Elles descendent régulièrement du champ polaire dans la région opposée à la manière de méridiens. Les courbures des

anses sont toutes disposées dans le champ polaire, les deux branches de chacune sont situées à la face interne de la membrane nucléaire. Ce noyau a été effleuré par le rasoir dans la région du champ polaire, ce qui a déterminé une large ouverture permettant de reconnaître que la cavité est entièrement libre et ne peut être remplie que par un suc incolore.

Le champ polaire présente une masse chromatique importante qui retient et agglutine les sommets d'un certain nombre d'anses. Une autre masse identique, dont la position était également excentrique, existait dans le champ polaire avant que ce dernier fût atteint par le rasoir. Les noyaux voisins présentent régulièrement deux magmas chromatiques semblables. Avec JANSSENS (1905) je les désignerai sous le nom de *chromoplastes*. Chacun occupe vraisemblablement l'emplacement d'un chromocentre. On peut s'assurer en relevant soigneusement des dessins à la chambre claire et en maniant la vis micrométrique à volonté qu'un nombre égal, ou sensiblement égal, d'anses correspond à chaque chromoplaste.

L'aspect des bandes lui-même est très curieux. Elles n'affectent plus la forme pleine et homogène ordinaire des chromosomes. Elles sont en pleine période de transformation qui se manifeste par la présence de cavités irrégulières à l'intérieur du chromosome. Ce creusement semble dû, partie au suc que renfermaient les chromosomes et qui devient libre, partie à l'action du suc nucléaire ambiant.

Fig. 15. — Parfois, les bandes chromosomiques ne sont pas étroitement accolées sous la membrane nucléaire ; elles présentent un parcours sinueux et beaucoup plus libre, quoique toujours à la périphérie du noyau. Elles possèdent toujours une remarquable indépendance entre elles. Le noyau de cette figure paraît ainsi dépourvu de la régularité ordinaire. Les tronçons des bandes affectent un désordre apparent. C'est que ce noyau est examiné de côté, et que la figure 15 représente seulement une coupe optique passant sous la membrane, au niveau où circulent librement les anses sinueuses.

Cette figure a l'avantage de montrer comment, lorsque les noyaux sont ainsi vus par le flanc, ou bien lorsque la calotte du *Polfeld* avec ses chromoplastes est enlevée, l'on peut être induit à admettre l'existence soit d'un spirème, soit de la non-orientation des anses.

Fig. 16. — Nous faisons un pas de plus dans la différenciation des chromosomes. J'ai choisi à dessein un noyau où l'orientation est aussi bien marquée que dans celui de la figure 4. La description donnée pour ce dernier est donc valable ici, sauf sur un point : *le creusement, en apparence irrégulier des bandes chromosomiques, a abouti à la division longitudinale.*

La formation compliquée de cavités séparées par des membranules dans l'intérieur du chromosome n'était en somme que le prélude de son dédoublement. Aux dépens des branches se sont formés deux filaments plus ou moins enroulés l'un autour de l'autre, à la manière de deux spirales conjuguées. Puis, par suite de l'allongement, chaque spirale se déroule, se redresse, et bientôt, les moitiés longitudinales formées apparaissent, en maint endroit de leur parcours, sous la forme de deux filaments parallèles moniliformes.

Fig. 17. — Les moitiés longitudinales ainsi formées s'individualisent progressivement, chacune pour son compte. Mais chaque couple est très étroitement indiqué. Un parallélisme régulier persiste entre les anses jumelles ; le noyau conserve en somme sa régularité et sa clarté premières.

Un double mouvement s'accuse alors à l'intérieur du noyau :

1º On assiste à l'allongement des anses filamenteuses toujours appariées, ce qui détermine l'étirement de leur substance, et leur transformation en filaments plus minces et d'une allure moniliforme plus accusée ;

2º Les anses dont le point d'insertion, si on peut dire, siège toujours dans le champ polaire prennent un trajet irrégulier l'une par rapport à l'autre. Les branches ne circulent plus au même niveau, mais à des profondeurs différentes.

Elles chevauchent l'une sur l'autre dans chaque couple. Les anastomoses suivent ces mouvements, s'étirent ou se raccourcissent. L'ensemble du noyau se complique ainsi graduellement, et tend vers la structure rétiforme qui le caractérise au repos. Mais cette complication, il convient de le faire remarquer, n'entraîne nullement le désordre et la confusion. A travers les allongements, les étirements et les changements de position des branches, les couples d'anses ont conservé leur réalité. Leur parallélisme, pour avoir perdu de sa régularité, n'en persiste pas moins dans ses grandes lignes.

Désormais, nous entrons dans la zone foncée et la plus externe du testicule. Les noyaux paraissent s'obscurcir, mais cela est dû à la différenciation chromosomique que je viens de décrire.

Le noyau est vu d'un côté seulement du champ polaire ; un seul chromoplaste a été dessiné.

Fig. 18. — Le champ polaire est représenté en entier. Deux volumineux chromoplastes se sont formés aux chromocentres. Remarquons combien un tel noyau donne une image plus sombre qu'un autre noyau situé au voisinage du vaisseau sanguin. La différenciation des chromosomes est ici presque achevée. Chaque moitié a acquis une physionomie nouvelle : la plus grande partie de la substance chromosomique se concentre en certains points du trajet du filament, sous la forme de blocs chromatiques irréguliers. Le filament est alors représenté par une série linéaire irrégulière de masses anguleuses reliées les unes aux autres par des tractus amincis de la même substance.

Mais la disposition générale des anses est restée la même. Les deux chromoplastes paraissent maintenant plus nettement individualisés. C'est que les anses chromosomiques, qui participent à leur composition, ne sont plus reliées à eux que par des tractus déliés de substance chromosomique. Parfois même, ces tractus peuvent être si délicats que les chromoplastes paraissent libres de toute connexion avec les chro-

mosomes. Cela détermine, autour des deux volumineuses masses chromatiques, un espace aréolaire qui s'oppose au reste coloré du noyau.

Fig. 19. — Les moitiés sont de minces filaments très visibles sur le fond parfaitement clair du suc nucléaire. On peut se faire une idée précise de l'espèce de parallélisme qui existe entre les moitiés longitudinales des bandes chromosomiques de la figure 4. Ces moitiés sont très indépendantes entre elles et cependant elles ne cessent pas de constituer des couples véritables.

Tel est l'état quiescent du noyau lorsque les spermatogonies se détachent de la grappe testiculaire et tombent dans le liquide cœlomique.

Fig. 20. — Les spermatogonies tombent dans le cœlome et dès lors, le processus d'écartement, d'allongement et aussi d'amincisssement des moitiés longitudinales s'accentue. Deux faits remarquables se produisent : la décoloration des moitiés filamenteuses, et la coloration plus intense du reste du noyau.

La coloration que prend le noyau en dehors des filaments chromosomiques s'explique selon moi de la façon suivante. La substance chromosomique, dont le pouvoir filamenteux est très élevé, se répand en formant des trabécules nombreuses et ténues qui se ramifient, se rencontrent et se soudent, et finalement déterminent la formation de mailles en nombre si élevé que le suc nucléaire paraît se colorer. Ces anastomoses et ces mailles ne sont pas visibles ici, même avec les grossissements les plus puissants, mais leur existence serait certainement décelée par des objectifs plus perfectionnés.

Nous avons atteint le terme extrême de la différenciation chromosomique. C'est ici que les chromosomes semblent se prêter le plus à la théorie de la disparition, du mélange, du fusionnement, etc. Il faut ajouter que si la décoloration est trop poussée et si l'éclairage n'est pas suffisant, on a l'impression d'une désorganisation complète de l'ensemble des chromosomes. Peu d'auteurs ont, je crois, poussé la description

du noyau aussi loin que je viens de le faire. Avant même d'atteindre ce stade, la plupart sont convaincus de la non-persistance. Et cependant, on ne peut nier la ressemblance structurale entre cette figure et les précédentes. Ma conviction est que les chromosomes persistent au sein du noyau quiescent le plus différencié sous la forme d'un filament principal qui correspond à l'axe de ces derniers.

La figure 20 montre deux chromoplastes de très inégale importance. L'un a conservé la taille normale ; l'autre est, en partie, disparu. Sa substance s'est répandue de la façon suivante : ce qui appartenait à chaque anse et qui entrait dans sa constitution, a été repris et s'est réparti sous forme de fin réseau ultramicroscopique.

Fig. 21. — Combien de temps le noyau demeure-t-il dans cet état ? Il n'est guère possible de répondre à cette question. La fin de ce stade est annoncé par une rétraction générale du système des plus fines anastomoses, celles qui déterminaient la chromaticité du liquide cavitaire. Le noyau recouvre bientôt sa clarté première ; en même temps, la substance de chaque moitié longitudinale *se retire*, provoquant la reconcentration de cette substance le long des lignes principales.

La figure 21 montre un noyau qui est le siège de ces transformations, *régressives* par rapport au phénomène de différenciation chromosomique lui-même ; mais *progressives*, si l'on tient compte que cela correspond au début d'une nouvelle mitose. Le parallélisme des moitiés s'y montre d'une façon frappante ; chaque série linéaire est extrêmement irrégulière et chargée d'épines. Nous sommes loin d'avoir affaire à des suites de grains de même grosseur, telles qu'en montrent les dessins schématisés de beaucoup d'auteurs. Les pleins et les déliés sont loin de se succéder harmonieusement. Si les aspérités se répètent fidèlement d'un filament accouplé à son voisin, c'est que les causes mécaniques qui agissent sur eux en ce moment sont identiques.

Fig. 22. — Un certain nombre d'anastomoses persistent,

mais la majorité a été réincorporée aux chromosomes. Les moitiés se dessinent très nettement, conservant l'aspect moniliforme général. Leur parallélisme est bien indiqué, et la chose est d'autant plus visible que, désormais, les moitiés formées il y a longtemps, se rapprochent dans chaque paire, au fur et à mesure que se poursuit la reconcentration.

Les anses sont réparties autour de deux chromoplastes en train de pâlir ; ils sont déjà fortement entaillés et leur existence est menacée. Dans certains cas, il est possible de suivre, à l'intérieur même du chromoplaste, les courbures des anses qui s'individualisent.

Fig. 23. — Elle montre un nouvel aspect de la reconcentration. Le noyau est vu latéralement ; le champ polaire étant indiqué par la position des chromoplastes. La plupart des anastomoses ont disparu. Les deux moitiés sont déjà complètement rapprochées dans certaines anses, laissant entre elles un intervalle rempli d'une substance achromatique ; cet intervalle correspond à la *subdivision* chromosomique.

Fig. 24. — Les courbures des anses sont toutes représentées. La concentration est achevée et nous assistons maintenant au raccourcissement qui précède la disparition de la membrane nucléaire. Les anses se présentent par paires et chacune montre l'indice affaibli d'une subdivision.

Fig. 25. — Le raccourcissement est terminé, la membrane nucléaire disparue. C'est l'achèvement de la prophase ; les anses disposées par paires montrent, à la faveur du raccourcissement violent, qu'elles sont constituées de deux moitiés secondaires accolées.

La suite de la mitose donne naissance à des cellules-filles qui appartiennent à la seconde génération des spermatogonies. Je ne décrirai pas ici l'anaphase, ni le début de la télophase.

Fig. 26. — Elle montre l'apparition de la subdivision dans les chromosomes groupés par couples et la formation des premières anastomoses.

Fig. 27. — Deux spermatogonies de la seconde génération

sont encore réunies par un mince pédicule, et l'on surprend les vestiges du fuseau plus ou moins retourné déjà au cytoplasme fondamental. Par suite des mouvements télokinétiques, les chromoplastes sont visibles du même côté dans les deux cellules-filles. Dans la spermatogonie de droite, le rasoir a enlevé une partie de l'un d'eux.

Cette figure montre assez fidèlement les aspects télophasiques que prennent les chromosomes. On peut croire que les creusements de la substance chromosomique sont dus à l'action de liquides ; ou bien, admettre que l'on est en présence d'une substance vivante, semi-fluide, qui commence à circuler et à se ramifier finement. Chaque anse est déjà dédoublée, il y a deux courants parallèles de la substance chromosomique qui ne se fusionnent pas, s'ils se rencontrent.

Ces bandes doubles descendent en se coudant un certain nombre de fois sous la membrane; déjà, les anastomoses ont envahi le suc nucléaire.

Fig. 28. — Les deux spermatogonies se trouvaient juxtaposées ainsi dans la préparation. Elles ne se sont pas au même stade de la différenciation. Dans celle de droite, on voit deux chromoplastes. Chaque moitié secondaire s'est transformée en une série linéaire de blocs chromatiques reliés par des parties plus minces qui ne diffèrent guère en épaisseur des anastomoses latérales. Dans celle de gauche, il y a eu résolution des blocs, multiplication des anastomoses et le suc nucléaire a commencé de retenir le colorant (du moins en apparence), pendant que les anses ont perdu en importance et en colorabilité. A remarquer qu'il ne s'est formé qu'un seul chromoplaste au champ polaire, il est du reste deux fois plus volumineux qu'un chromoplaste ordinaire.

Fig. 29. — La spermatogonie de la 2e génération ici représentée rappelle de très près le degré de différenciation chromosomique de la figure 20, et mériterait la même description.

Fig. 30. — La différenciation est poussée moins loin. Cette figure doit mettre en défiance sur les services que peuvent

rendre les chromoplastes pour l'indication de la gonomérie En effet, le chromoplaste ici dessiné, de forme irrégulière, paraît devoir à la fois son existence à des chromosomes paternels et à des chromosomes maternels. Des anses sont restées libres sur les côtés. Cet exemple est assez rare, mais il convient d'en prendre note, afin de ne pas tomber dans l'erreur d'une généralisation outrancière. Je pense que, dans la majorité des cas, le *chromoplaste* est en relation avec un *chromocentre ;* mais, outre que les chromoplastes peuvent ne pas exister du tout, il ne faut pas attribuer une signification morphologique trop importante à leur situation.

Fig. 31. — Elle représente un stade voisin, mais il y a eu ici disparition d'un chromoplaste ou bien il ne s'en est formé qu'un seul. De toutes façons, j'ai pu m'assurer que le noyau satisfaisait aux preuves morphologiques de l'hypothèse de la gonomérie :

1° Un seul chromoplaste, il est excentrique ;

2° Il correspond à la moitié des anses seulement ;

3° Dans l'autre région latérale du noyau, les courbures des anses sont manifestement plus colorées que les branches, mieux conservées. La place du chromocentre est bien indiquée.

Fig. 32. — Avec cette figure, nous retombons dans le cas de la figure 23. La concentration prophasique est en pleine activité ; bientôt une nouvelle mitose aura lieu qui donnera les spermatogonies de la troisième génération.

C. DANS LES SPERMATOGONIES DE FASCIOLA HEPATICA L.

Pl. XI, fig. 156 à 163.

On décrit souvent la couche épithéliale testiculaire comme étant continue ; j'ai remarqué au contraire qu'elle présente un grand nombre d'interruptions. L'épithélium glandulaire paraît être plutôt disposé selon des plages constituées de deux ou trois couches de cellules, aux endroits où la prolifération

se fait le plus activement. Le nombre des spermatogonies en mitose est toujours assez élevé ; malheureusement les éléments sont d'assez petite taille, et l'étude n'en est pas très commode.

Après la longue description que j'ai donnée à propos de *Sabellaria*, je puis me dispenser d'entrer dans les détails chez ce Trématode. Du reste, je dois dire dès à présent que ce nouveau chapitre corrobore entièrement les conclusions des chapitres précédents.

La figure 156 représente deux noyaux jumeaux, peu de temps après leur reconstitution aux dépens des chromosomes anaphasiques. Ceux-ci ont subi, à la télophase, l'écartement de leurs moitiés longitudinales préformées et maintenant ces moitiés primaires se sont dédoublées à leur tour aux cours des transformations qui caractérisent la télophase. Les moitiés primaires apparaissent sous la forme de paires d'anses filamenteuses de structure moniliforme qui semblent être en conjugaison. Les deux noyaux sont vus par leur champ polaire ; la chose est possible grâce au mouvement télokinétique que subissent, dans une mitose, les noyaux-filles pendant leur reconstitution à la télophase. Ce mouvement a, en effet, pour résultat de tourner les deux champs polaires du même côté. Il ne s'est encore formé qu'un seul chromoplaste qui intéresse une moitié seulement des anses du noyau. Le cloisonnement du cytoplasme est à peine indiqué ; on peut juger de la position de la cellule-mère, fixée directement à la membrane testiculaire qui n'est pas distincte des fibres spongioplasmiques du parenchyme général entourant le testicule.

A ce stade, on peut essayer d'établir le nombre des chromosomes, mais il est difficile de le faire d'une façon certaine. Quoi qu'il en soit, au premier examen, il est clair que les noyaux de la Grande-Douve renferment au moins autant de chromosomes que ceux de *Sabellaria ;* il est même plus que probable que le nombre des anses est ici plus élevé que chez cette annélide.

Lorsque le noyau est arrivé à l'état quiescent (fig. 157), il offre une grande régularité de structure. Les anses filamenteuses ont plus qu'ailleurs l'aspect moniliforme ; elles sont constituées de séries linéaires de renflements très nombreux reliés les uns aux autres par de très minces tractus, de la même substance que les parties épaisses. Lorsque la décoloration a été poussée trop loin, un pareil noyau ne paraît renfermer qu'une grande quantité de granules chromatiques indépendants. Il serait alors qualifié par les auteurs de *noyau poussiéroïde*, etc... Or, je revendique hautement pour lui le fait que les chromosomes n'y ont pas perdu leur individualité. Comme j'ai eu souvent l'occasion de le faire remarquer, on se trouve ici en présence de chromosomes ayant subi la subdivision longitudinale et qui se sont allongés considérablement dans la vacuole nucléaire. Les testicules présentent un grand nombre de noyaux à ce stade où les anses sont très finement indiquées et qui exigent une attention délicate (fig. 173 et 174).

Parfois, le noyau des spermatogonies se présente cependant avec moins de netteté structurale que précédemment. Alors les anses filamenteuses montrent moins clairement la structure moniliforme ; leur trace est plus continue, quoique moins précise ; le suc nucléaire retient beaucoup plus le colorant, et d'autant plus que les chromosomes sont moins vigoureusement indiqués (fig. 158).

La différenciation des éléments chromosomiques ne va pas plus loin, mais cet état peut durer sans doute très longtemps. Dans d'autres noyaux voisins, on découvre les premières indications du phénomène suivant : les anses filamenteuses redeviennent soudain plus visibles ; en même temps elles se rap-rapprochent deux à deux, puis se soudent (fig. 159). Alors le noyau (fig. 160) est rempli d'anses spirémateuses dont le calibre se régularise rapidement ; le suc nucléaire redevient clair et l'ensemble des anses se dégage avec une netteté croissante.

Le processus de concentration s'accélère, et dans le champ

polaire, les courbures des anses se dessinent avec une remarquable précision. Un essai de numération dans cette région, et à ce stade, montre que le nombre des anses est élevé ; il peut aller certainement jusqu'à 20. On peut voir que ces anses sont disposées par paires assez régulièrement, et cela devient plus évident à mesure que le processus de concentration s'accentue. Le noyau renfermerait donc 10 couples d'anses, dont chacune présente les traces de sa formation aux dépens de deux moitiés secondaires filamenteuses de l'état quiescent, c'est-à-dire une mince fente qui, du reste. n'est pas toujours bien visible à ce stade.

Les anses se raccourcissent maintenant activement, et, bien que la substance chromosomique se condense à mesure, elles gagnent en épaisseur ce qu'elles perdent en longueur. Les anastomoses ont disparu et tandis que le raccourcissement continue, la membrane nucléaire disparaît. Alors, par suite de la contraction énergique que subit chaque anse, on s'aperçoit que chacune est dédoublée radicalement. La fente vive que l'anse présente en ce moment n'est autre que l'expression de la *subdivision chromosomique* apparue à la télophase précédente.

La figure 163 correspond à la métaphase et montre une vingtaine de bâtonnets plus ou moins recourbés qui sont les moitiés primaires destinées à la mitose actuelle. En somme, on ne trouve pas de couronne équatoriale typique ; moins encore que chez *Sabellaria,* il m'a été possible de faire une distinction entre la fin de la prophase, la métaphase et le début de l'anaphase. Le fuseau est très peu développé et la métaphase consiste en un simple glissement des anses clivées dans deux directions opposées.

A l'anaphase, 10 paires d'anses remontent vers chaque pôle. J'ai pu faire assez aisément la numération au moment où les anses s'allongent à ce stade, et où les paires se dilatent. Mais, un peu plus tard, il est impossible de se livrer à aucun calcul sérieux.

Discussion

A. LES TRANSFORMATIONS TÉLOPHASIQUES

En dépit de l'apparence, une discussion sur les mitoses homéotypiques, envisagées comme je l'ai fait ici, c'est-à-dire comme caractérisant les mitoses somatiques, peut et doit se ramener à une discussion sur l'état quiescent du noyau. Il est impossible, selon moi, de faire la narration de la façon dont le noyau se reconstitue à la télophase et de décrire comment il disparaît à la prophase, sans traiter du même coup, et à fond, les points essentiels de la mitose ordinaire.

Or, la structure du noyau au repos est maintenant encore fort mal connue. Cela tient aux raisons suivantes : 1° La difficulté particulière que présente l'examen des noyaux quiescents ; 2° Les cytologistes d'il y a vingt-cinq ans n'étaient pas pourvus d'objectifs assez puissants. Or, c'est précisément à cette époque que l'on s'est intéressé le plus à l'étude morphologique du noyau. Par la suite, du moins jusqu'en 1900, on a déserté, semble-t-il, ces questions de cytologie générale ; 3° La majorité des auteurs, surtout les premiers cytologistes, ont traité de la nature du noyau et fait sa description tout à fait en dehors de la mitose. Dans les meilleurs traités, le chapitre de la constitution du noyau vient dans la première partie, celui de la mitose dans la dernière.

Dans la réalité, pourtant, l'état dit quiescent ne se peut expliquer et comprendre qu'en qualité de stade mitotique.

Si évident que cela paraisse, il s'en faut qu'une pareille opinion soit répandue, même aujourd'hui, chez les cytologistes. Même ceux qui ont apporté, à l'étude du noyau au repos, la méthode nécessaire, c'est-à-dire qui ont commencé leur description à partir du tassement polaire, ou même de l'anaphase, ont passé selon moi, à côté de la véritable interprétation. En tous cas, la leur rappelle encore à trop d'égards, l'indétermination du schéma classique en cet endroit.

Parmi les cytologistes qui, directement ou incidemment, ont fourni leur opinion à ce sujet, il convient d'établir les deux catégories suivantes :

A. — Les chromosomes de l'anaphase, à qui il convient cependant d'accorder à chacun l'individualité à ce moment, perdent *aussitôt* cette individualité, lors de la reconstitution du noyau. Dans le noyau au repos, aucun détail, aucune orientation qui permette de reconnaître les éléments aux dépens desquels il s'est formé. Tout ce que l'on peut dire, c'est que les chromosomes sont potentiellement contenus dans la structure quiescente. Lorsqu'un noyau se prépare à la division, il *reconstitue* des chromosomes et ceux-ci sont complètement différents de ceux de la télophase.

Dans les chapitres qui vont suivre, je laisserai complètement de côté cette thèse de la non-persistance. Aussi bien est-elle extrêmement simple, puisqu'elle se ramène à la négation. Elle s'accorde toujours facilement avec les observations les plus superficielles. comme avec les préparations les moins satisfaisantes.

B. — Les chromosomes persistent à travers la période quiescente, en tant qu'individualités morphologiques.

Le premier auteur qui se soit déclaré partisan de la continuité chromosomique à l'état quiescent est Rabl (1884). Dans ses recherches sur les cellules de *Proteus*, sur les cellules épidermiques et les glandes cutanées du *Triton cristatus*, il conclut que les chromosomes ne perdent pas leur individualité à la fin de la division et qu'ils persistent dans le reticulum chromatique. « Il admet dans le noyau un réseau chromatique et un suc nucléaire interposé. Mais la disposition et surtout la finesse de ce réseau peuvent être fort variables selon la nature des cellules. Dans les cellules épidermiques, le réseau peut être très fin, tandis que dans celles du tissu musculaire ou du tissu conjonctif, il présente des mailles beaucoup plus lâches et plus grossières. Se basant sur ce fait que, pendant les premiers stades de la division du noyau et ceux de la reconstitution

des noyaux-filles, l'élément chromatique se présente sous la forme d'un filament pelotonné, il admet également, dans le noyau au repos, l'existence de ce filament qui constitue ce qu'il nomme le *filament primaire.* De ce filament primaire, pelotonné sur lui-même, partent des filaments plus grêles, les *filaments secondaires*, qui relient entre elles les anses du peloton. Des filaments secondaires, peuvent se détacher aussi des *filaments tertiaires* encore plus fins. Le reticulum du noyau résulterait donc des anastomoses de ces trois ordres de filaments. » (Henneguy, 1896.)

L'explication de Rabl, qui est la première en date, est aussi l'une des plus remarquables. Sans doute, elle est extrêmement incomplète ; mais personne n'a eu, par la suite, d'idée plus pénétrante de la genèse de l'appareil nucléaire quiescent. Tout le monde connaît ses deux schémas, où l'orientation du réseau est si manifestement exprimée.

En 1887, Edouard Van Beneden publie son second travail sur la fécondation chez *Ascaris*. A propos de la reconstitution des noyaux-filles, voici comment il s'exprime. « Il est très difficile de dire si, dans ces cas, les extrémités rentrées des anses ne se juxtaposent pas bout à bout, de façon à constituer un cordon pelotonné ; mais si, dans certains cas, il n'est pas possible d'affirmer que ce phénomène n'a pas lieu, dans d'autres il est absolument certain qu'il ne se produit pas, et qu'il ne constitue pas, aux dépens des anses secondaires, un cordon chromatique pelotonné par apposition des extrémités libres des anses »...

...« Les cordons chromatiques, moniliformes. homogènes au début, au moins en apparence, prennent peu à peu un aspect ponctué ; ils se résolvent en fins granules reliés entre eux par des filaments ; ils prennent une structure spongieuse. Parfois cette transformation est précédée par une division longitudinale des anses secondaires ; elle peut déjà se produire à la fin de la métakinèse. Dans un grand nombre de cas, au moment où se produit la transformation de la substance chromatique

réfringente en une substance ponctuée, les cordons présentent une striation transversale très nette, surtout marquée dans les bouts libres. »

...« Certes, les liquides dont s'imbibent les cordons chromatiques sont soutirés au protoplasme cellulaire ; mais le noyau se reconstitue exclusivement aux dépens des cordons chromatiques gonflés, qui finissent par se toucher entre eux, de façon à donner naissance à une masse réticulée, unique en apparence, mais en réalité constituée de quatre parties distinctes, juxtaposées entre elles, et organiquement liées en un tout unique en apparence qui est le noyau au repos. »

Comme on voit, d'après ces citations, Van Beneden, ne pense pas qu'un spirème-fille se forme à la télophase, et chaque anse anaphasique donne une partie du noyau quiescent bien délimitée. En un mot, il est partisan de la continuité chromosomique. Malheureusement, la façon dont il explique la formation des anses prophasiques n'est pas claire. Quoi qu'on trouve dans ce célèbre mémoire les germes des plus importantes notions dont s'enrichira par la suite la morphologie nucléaire, aucune n'y est formulée avec la netteté que nous désirons aujourd'hui.

Dès 1882, Henneguy (1896) avait, chez la Truite, reconnu, comme Van Beneden, que les jeunes noyaux des blastomères résultent du gonflement de chromosomes qui se transforment en vésicules et constituent un amas prenant plus tard l'aspect d'un noyau quiescent. Il est intéressant de rappeler que, d'après Henneguy, chaque chromosome en se transformant « en un petit boyau dont la partie centrale est claire et homogène et dont la périphérie est fortement colorée, présente une série de petites granulations distantes les unes des autres et faisant saillie dans l'intérieur du boyau ».

Tout ce passage de la description du savant embryologiste parisien correspond évidemment, au moins en partie, à ce que j'ai décrit sous le nom de subdivision télophasique des chromosomes. L'état des connaissances à l'époque où le mémoire

a été rédigé n'a pas permis de tirer tout le parti possible des préparations. Henneguy continue dans ces termes : « Leurs parois (celles des boyaux) disparaissent dans l'intérieur du noyau et les granulations colorées qu'elles renfermaient se disposent en séries linéaires entrecroisées et anastomosées pour former le réseau chromatique. »

Au moins ici, n'est-il pas question de la formation d'un spirème-fille à la télophase. D'autre part, Henneguy note que, pour les noyaux à division rapide, il n'existe « à aucun moment, un réseau chromatique continu ». « Dans ce cas, on distingue dans l'intérieur du noyau les parois des vésicules qui ne se colorent plus que faiblement par les matières colorantes. Dans chaque vésicule, on trouve un petit chapelet de granulations chromatiques. Le noyau est alors constitué par une réunion de petits noyaux élémentaires, formés chacun par une vésicule contenant un ou deux chromosomes indépendants ».

Il est certain, après cette description, que le noyau des blastomères de la Truite est entièrement favorable à la théorie de la permanence. Je note en passant que Henneguy a compté plus d'une fois dans chaque vésicule deux chromosomes indépendants. On retrouve là le résultat du gonflement des chromosomes à la télophase antérieure, processus ordinaire du prélude du dédoublement chromosomique.

La même année que Van Beneden, Boveri (**1887**), sur le même matériel alors si réputé, arrive, à peu de chose près, aux mêmes conclusions que l'illustre morphologiste de Liége. Il pense catégoriquement, dès cette époque, que les quatre anses aux dépens desquelles se reconstitue un noyau dans cette espèce, restent distinctes dans ce noyau, et que les éléments mâles et femelles se maintiennent séparés dans la série des générations cellulaires successives.

Dans ses travaux de **1888**, **1891**, jusqu'à celui de **1908**, il n'a cessé de défendre ces conclusions, tout en renouvelant les preuves de ce qu'on a appelé l'*individualité* des chromosomes. Enfin, dans ce dernier ouvrage, il a formulé définitivement

sa pensée sur la théorie de la continuité chromosomique, telle qu'il faut l'entendre dans les blastomères de l'*Ascaris*.

S'il est entré quatre anses dans la constitution du noyau à la télophase, le même nombre sort du réticulum nucléaire à la prophase. De plus, les chromosomes qui apparaissent à la prophase ne sont pas autre chose que les chromosomes-filles de la mitose précédente. Ceux-ci, après être devenus quelque temps indiscernables dans le réseau quiescent, se dégagent de nouveau, non pas évidemment dans l'état où ils se trouvaient à la télophase antérieure, mais accrus et modifiés pendant le repos nucléaire. Le noyau est donc, en toute rigueur, une réunion de chromosomes, et ceux-ci constituent autant d'organites autonomes se transmettant d'une cellule à l'autre par voie de bipartition.

A la télophase, contrairement à ce que pensait Van Beneden, pour qui les anses donneraient naissance à autant de vésicules indépendantes qui se fusionneraient par la suite, Boveri décrit la formation, dès le début, d'une seule vacuole nucléaire. A l'intérieur de celle-ci, chaque chromosome se transforme en une série de granules reliés par de minces tractus. Et il ne se forme pas de spirème.

Le passage des chromosomes au repos a été décrit d'une façon très curieuse par Boveri. Il a comparé le phénomène à la formation des pseudopodes chez les Rhizopodes. La couche superficielle de chaque chromosome s'élève de tous côtés en formant des saillies très nombreuses qui s'allongent considérablement, s'anastomosent entre elles et forment ainsi une sorte de tissu spongieux en lequel le corps chromosomique se résout presque en entier.

Au début, il est encore possible de reconnaître ce qui provient de chaque chromosome ; plus tard, on ne le peut plus. Ainsi, prenons l'exemple de deux chromosomes voisins ; voici comment on peut expliquer leurs rapports :

Ils se font par l'intermédiaire des anastomoses de la façon indiquée par Boveri (1909) dans le schéma de la page 211

de son mémoire. Ce schéma représente un fragment de l'appareil nucléaire quiescent, dans lequel les trabécules provenant de l'un des chromosomes sont foncées, ceux qui dérivent de l'autre sont claires.

Les lignes fortes et étirées montrent le trajet primitif des chromosomes, ce que Rabl nomme les *filaments primaires.* Des trabécules dérivant d'une de ces lignes principales, en partie vont s'appliquer contre celles de l'autre ligne, en partie s'anastomosent entre elles. En sorte que, dans le cas présent, l'axe du chromosome clair se trouve entouré par les prolongements du chromosome sombre.

Lorsque, à la prophase, l'ensemble de l'appareil nucléaire se contracte, le chromosome ne conserve pas le trajet primitif. Comme il est exprimé dans le dessin par un trait pointillé, la substance chromosomique peut se reconcentrer selon une ligne plus capricieuse, en tous cas différente. Alors, les deux chromosomes sont le plus souvent entrelacés.

Telle est, dans son essence, la théorie pseudopodiale de l'état quiescent (*Pseudopodenbildung der Chromosomen*). En somme, les chromosomes seraient des organismes élémentaires, vivant, en quelque sorte, en symbiose avec le cytoplasme, émettant des pseudopodes pendant la période d'accroissement, et se reproduisant par division directe.

Miss Merriman (**1904**), chez *Allium*, tente de résoudre la structure quiescente de la façon suivante. A l'anaphase, les chromosomes sont des cylindres creux qui, dès la télophase, se transforment en des bandes constituées par des groupes quaternes de corpuscules chromatiques, disposés les uns à la suite des autres. Des tractus achromatiques lininiens réunissent ces corpuscules, d'abord au sein d'un même groupe quaterne, ensuite d'un groupe quaterne à l'autre.

Au début de la prophase les chromosomes présentent encore ce dispositif. Puis « les corpuscules de chaque tétrade se rapprochent les uns des autres et se soudent en un anneau *b,c,d* ; ensuite, les anneaux ainsi superposés se rapprochent

les uns des autres à leur tour et se soudent en un cylindre creux qui est le chromosome, *d*. Ces cylindres creux, par division longitudinale, se scindent en deux cylindres-filles, *e*. » (Grégoire, **1906**). Avant de se séparer à la métaphase, chacun de ces cylindres-filles se creuse, ce qui est le prélude de la réapparition des anneaux constitutifs, *f* du début de la télophase suivante.

Cette interprétation remarquable tient compte des aspects anaphasiques et télophasiques pour expliquer la structure quiescente. De plus, bien que l'auteur n'ait pas engagé nettement sa pensée dans cette voie, il semble bien qu'elle ait songé à localiser le début de la division des chromosomes à la mitose précédente. A ce titre, elle se sépare des autres auteurs sur qui elle prend une avance considérable.

Malheureusement, je n'ai pu me procurer le travail de Miss Merriman, J'en parle seulement d'après Grégoire (**1906**) qui lui reproche avec raison, m'a-t-il semblé, la schématisation excessive de sa conception granulaire.

Grégoire (**1906**) a également interprété les transformations des chromosomes à la télophase chez *Allium*. J'ai eu, cette année même, l'occasion d'examiner son idée de l'*alvéolisation*, tout en ayant sous les yeux des préparations de jeunes racines d'Oignon. Je renverrai à mon travail (**1911**), pour ce qui concerne la reconstitution du noyau d'après Grégoire, et la critique que j'ai faite de son explication.

Sur le même objet, du reste très favorable, Christine Bonnevie (**1908**) arrive à d'autres conclusions. A la télophase, dans chaque chromosome en train de gonfler il se différencie un mince filament spirale. Pendant que la substance achromatique que contient chaque chromosome se répand dans le jeune noyau, les tours de spire des filaments chromosomiques se relient par des anastomoses plus ou moins compliquées secondairement, et c'est ainsi que l'on obtient la figure du réseau.

A la prophase, les anastomoses disparaissent et les fila-

ments spirales qui proviennent des anciens chromosomes par formation endogène, deviennent les chromosomes de la nouvelle mitose.

Dès **1901**, Janssens avait décrit la télophase somatique chez les Tritons d'une façon analogue, mais plus approfondie. Les chromosomes seraient constitués d'une gaîne de plastine à l'intérieur de laquelle se formerait un long filament nucléinien nouveau, enroulé plus ou moins en spirale dans la cavité de l'ancien bâtonnet. Ce phénomène constituerait l'apparition précoce du spirème de la prophase suivante.

Avant d'aborder *Allium*, Bonnevie avait examiné le cas des mitoses somatiques chez *Ascaris megalocephala*, où la structure quiescente serait obtenue de la même façon.

Il est assez piquant qu'après avoir signalé la *Tetradenstruktur* longitudinale des chromosomes à l'anaphase, Bonnevie explique la formation du réseau sans l'aide de la *division*. Je crois que cette partie de la question est à reprendre une fois de plus. Il ne me paraît pas possible que l'idée de Bonnevie suffise à expliquer la structure représentée dans sa figure 30, par exemple.

B. LA DIVISION LONGITUDINALE

Après avoir rappelé les principaux essais d'explication de la structure quiescente, il convient de faire, non l'historique de la division longitudinale, mais l'exposé des connaissances à son sujet, jusqu'à la publication de ma note du 9 mai **1910**.

La division longitudinale semble n'avoir été vue avec netteté, pour la première fois, qu'en **1878** par Flemming. Mais à cette époque et dans les années qui suivent, on ne paraît pas lui avoir reconnu sa véritable importance. Les auteurs sont plus frappés par le fuseau, les asters, etc, que par les chromosomes proprement dits. Mais en **1884**, Van Beneden et Guignard considèrent le dédoublement longitudinal des chromosomes comme le phénomène fondamental

de la division indirecte. Ce dédoublement se produit à la fin de la prophase et la séparation complète des moitiés a lieu pendant la métaphase.

On peut dire que telle est encore l'opinion de la grande majorité des naturalistes à l'heure actuelle.

Cependant, dans son ouvrage de **1891**, FLEMMING avait remarqué que dans les prophases de la mitose somatique chez la Salamandre, la division longitudinale pouvait se faire au stade du peloton grêle, donc de très bonne heure. Et il avait caractérisé ce phénomène sous le nom de *division longitudinale précoce*, qu'il rencontrait aussi dans les mitoses de l'endosperme de *Fritillaria*. On acquérait ainsi une notion plus large sur le temps de dédoublement longitudinal.

Si, dans la plupart des cas, la fente n'est visible que très peu de temps avant la métaphase, dans certains, au contraire, elle apparaît tout au début de la prophase. Comme chez *Fritillaria*, le noyau est alors manifestement polarisé et les boucles du spirème nettement orientées. Celles-ci, encore grêles et sinueuses, présentent une mince fente sur toute leur longueur.

La précocité du dédoublement a surtout été bien vue par BRAUER (**1893**), dans les mitoses spermatogoniales d'*Ascaris megalocephala* var. *bivalens*. Tout à fait à l'aube de la prophase, les granules de chromatine répartis sur le reticulum nucléaire se montrent sous la forme de doubles rangées qui correspondent à des tronçons du futur spirème de la prophase.

Mais ces auteurs ne sont pas partisans de la permanence chromosomique à l'état quiescent. Si précieuses que soient maintenant leurs indications, ces sortes d'observations ont, en somme, présenté assez peu d'intérêt à leurs yeux.

Aussi est-il plus intéressant d'interroger sous ce rapport les travaux des défenseurs de la continuité.

Pour VAN BENEDEN (**1887**), la division longitudinale serait localisée à la métaphase, mais les chromosomes présenteraient à la télophase les indices d'un véritable dédouble-

ment. Les chromosomes « prennent une structure spongieuse. Parfois cette transformation est précédée par une division longitudinale des anses secondaires ; elle peut déjà se produire à la fin de la métakinèse. »

On imagine la surprise que peut produire une semblable observation sur des naturalistes imbus des notions anciennes et pour qui les chromosomes doivent reformer un spirème à la télophase. Aussi cette description de Van Beneden n'a-t-elle rencontré aucun succès. Il faut dire tout de suite que lui-même ne semble pas avoir fait grand cas de cette observation ; car il ne se soucie nullement d'établir les rapports entre cette division et celle qu'il décrit plus tard, peu de temps avant la métaphase. A ses yeux, il ne s'agit là que d'une apparence fugitive dans le gonflement du chromosome et de sa transformation en une sorte de réseau. Quatre anses entrent dans la constitution du noyau à la télophase, il en sort quatre à la prophase ; donc, cette division n'a aucune signification morphologique. Telle a dû être la pensée de Van Beneden, à ce sujet.

Reinke (1895) a signalé des aspects analogues dans les mitoses spermatogoniales de la Salamandre. Il a décrit, dans les bandes chromosomiques de la télophase, un creusement particulier qu'il retrouvait dans celles de la prophase, et qui, à ses yeux, représentait la véritable division longitudinale. J'ai pu contrôler l'exactitude de ses figures. Malheureusement son observation rapide n'a pas porté ; tous les auteurs qui ont cité sont travail par la suite sont restés incrédules sur la valeur de son interprétation.

Du reste, Reinke n'a reconnu que quelques aspects seulement du phénomène. Sans doute, il relie, par la pensée, le creusement télophasique à la fente de la prophase, mais il ne montre pas comment cela se vérifie objectivement. De plus, il croit que le nombre des chromosomes est 24; il prend les moitiés primaires pour des chromosomes somatiques, et ce qu'il décrit sous le nom de division, n'est en réalité que la subdivision.

En 1898, Hof fait les observations semblables à celles de

Reinke sur les mitoses méristématiques de la racine d'*Ephedra major*. Nous avons vu, d'autre part, comment Miss Merriman (1904) explique les transformations chromosomiques lors de l'entrée à l'état quiescent. Notons qu'elle localise, malgré tout, comme les autres auteurs, la véritable division longitudinale à la prophase.

En somme, tous ces auteurs sont surtout frappés des ressemblances qui existent entre les aspects des chromosomes à la télophase et ceux des bandes spirémateuses de la prophase. Mais, aucun ne songe à localiser réellement avant la télophase, comme il a été fait dans la partie originale de cet ouvrage, le phénomène de la division longitudinale.

Ainsi que Van Beneden, Reinke, Hof, Merriman, Grégoire (1904) a observé les creusements des chromosomes à la télophase, mais ils ne sont nullement pour lui les indices d'une division longitudinale. Ils constituent simplement des phénomènes d'alvéolisation de la substance chromosomique qui ont pour résultat de transformer chaque chromosome en un réseau élémentaire. Je l'ai déjà exprimé (1911), cette notion d'alvéolisation à laquelle Grégoire s'est borné dans son analyse microscopique, s'accorde très bien avec celle de la formation d'une double spirale filamenteuse aux dépens de la substance de chaque chromosome. Pour ce qui regarde particulièrement la division longitudinale, voici ce qu'il dit à propos des mitoses chez *Trillium* (1904). « La division longitudinale se produit toujours avant le stade de couronne équatoriale. A la fin de la prophase au moment où le fuseau s'organise dans le protoplasme, les chromosomes sont toujours constitués de deux segments-filles bien indépendants l'un de l'autre et plus ou moins entrelacés. Seulement, il y a une certaine élasticité dans la période où s'effectue la bipartition longitudinale des bâtonnets. Dans certains chromosomes, elle ne se produit pas avant qu'ils ne soient devenus homogènes, n'ayant gardé aucune trace apparente de leur ancienne structure alvéolaire. »

Grégoire confond ici manifestement la division et la subdivision. Un autre inconvénient de la notion d'*alvéolisation*, c'est qu'elle est d'une trop grande commodité. Beaucoup d'auteurs croient avoir tenté tout le possible de l'observation, une fois qu'ils ont noté les premiers creusements du chromosome télophasique, et qu'ils ont employé l'expression de Grégoire.

Bonnevie (1908) décrit et figure très nettement, dans les mitoses somatiques d'*Ascaris* et d'*Allium*, des chromosomes à l'anaphase pourvues d'une fente véritable. Elle s'est préoccupée de savoir quels sont les rapports entre cette fente et celle des chromosomes de la prophase.

Pour l'*Ascaris*, la série des figures qu'elle donne est fort belle. Je vais essayer d'élucider les difficultés que présente la mitose somatique chez cet animal, en tenant compte d'une part de ces figures, d'autre part de mes notions de *division* et de *subdivision anticipées*.

Bonnevie signale à la métaphase et au début de l'anaphase la structure curieuse des chromosomes. Leur section donne une sorte de tétrade, révélant dans chacun l'existence de 4 bandes parallèles ; ce que Bonnevie exprime par l'expression *Tetradenstrùktùr*. Evidemment, il s'agit là d'une double division longitudinale, soit une division suivie d'une subdivision. Je ne puis m'empêcher de rattacher cet aspect, si particulier en apparence, à ce que j'ai vu ailleurs, principalement chez les Batraciens Urodèles et chez *Allium* (1911).

Si les anses des figures 18 et 19 de Bonnevie sont des chromosomes-filles et non des chromosomes sur le point de se diviser, il faut admettre que la subdivision, localisée, pour les autres objets, à la télophase ou à l'anaphase, anticipe ici plus encore ; elle se produit dès la métaphase ou tout au début de l'anaphase. C'est là aussi que, naturellement, la subdivision précédente devient la division. La télophase ne ferait qu'accuser ces bipartitions longitudinales en transformant chaque chromosome en deux paires de très longs filaments enlacés

et sinueux. A la prophase, ces deux paires en se contractant fortement seraient ramenées progressivement à l'état d'une anse large et trapue où, seule, la fente de la division serait encore visible.

Bref, on rencontrerait dans la prophase somatique de l'*Ascaris*, les phénomènes caractéristiques du début de l'évolution du noyau des cytes de premier ordre, dans la prophase de la première mitose maturative ; ceux-là mêmes que j'étudierai plus loin sous le nom d'*anamitose*. Les anses prophasiques des mitoses somatiques de l'*Ascaris* seraient comparables à de véritables *anses pachytènes*. Comme dans le noyau des cytes de premier ordre, il y en a autant que de chromosomes somatiques dans l'espèce envisagée.

La division véritable serait ainsi localisée à la métaphase, mais d'une façon toute différente de celle exprimée par le schéma classique. La division effectuée à la métaphase n aurait été préparée dès la métaphase n-2, au lieu de l'être à la télophase ou à l'anaphase n-2. Mais, il reste à contrôler cette solution elle-même.

Les noyaux de l'*Ascaris* constituent, certes, un matériel précieux qui a rendu les plus grands services à la cytologie. Mais il est possible de lui imputer le retard apporté dans le solutionnement de quelques questions importantes. Ainsi il est certain que l'on a eu, pendant longtemps, le plus grand tort de vouloir élucider à tout prix le mécanisme des mitoses maturatives chez cet animal. On a peut-être eu aussi tort de se guider sur lui pour fixer le moment de la division longitudinale des chromosomes somatiques. Il est certain, qu'ici, elle se fait d'une façon très trompeuse, comme si les anses subissaient une bipartition spontanée, exactement à la métaphase. Nous venons de voir que la réalité est autre, et que le schéma ancien a besoin d'être complètement refondu. Les quatre anses de la fin de la prophase chez *Ascaris* sont des tétrades longitudinales.

On a pris trop longtemps exemple sur les mitoses soma-

tiques de l'*Ascaris*, telles qu'elles ont été décrites naguère. A vouloir trouver ailleurs le décollement des moitiés à la métaphase, on risque de ne rien voir du tout. C'est ce qui est arrivé à un grand nombre d'auteurs qui ont déclaré, et pour cause, que ce phénomène était extrêmement fugitif.

VALENTIN HÄCKER (**1909**), dans les mitoses des Radiolaires, du groupe des Aulacanthides, constate, comme quelques auteurs dont j'ai déjà rapporté les résultats, la similitude que présentent les aspects de la télophase et ceux de la prophase. Mais je pense que HÄCKER a aussi confondu la division avec la subdivision.

Chez ces mêmes animaux inférieurs, l'étude de la métaphase et de l'anaphase a été faite par BORGERT (**1910**). Ainsi que le dit HÄCKER, les figures de cet auteur sont à rapprocher de celles que STRASBURGER et GUIGNARD ont obtenues pour les mêmes stades chez les Liliacées. La conclusion qui se dégage des recherches de HÄCKER et de BORGERT, c'est que les Radiolaires constituent un matériel probablement très favorable à la notion d'une coexistence de la division et d'une subdivision des chromosomes dans le même noyau.

C. COURONNES ET PLAQUES ÉQUATORIALES

Dans ma description de la fin de la prophase et de la disposition des chromosomes à la métaphase, j'ai montré que les chromosomes ne se comportaient pas, chez *Sabellaria*, conformément aux données classiques. Je voudrais revenir sur cette question qui est liée étroitement à la notion de la *division longitudinale anticipée*.

Lorsqu'on décrit l'existence d'une couronne régulière où les anses se trouvent rigoureusement superposées deux à deux, d'une façon quasi-schématique, c'est, en général, qu'on a confondu la subdivision avec la division. En d'autres termes,

l'anse trapue et parcourue selon toute sa longueur par une fente très nette mais extrêmement étroite, ne correspond pas à ce que l'on a cru. Elle n'est qu'une *moitié longitudinale primaire subdivisée*, et non un chromosome somatique en train de se scinder en deux autres.

D'autre part, les exemples de véritables couronnes équatoriales sont assez rares. En tous cas, les métaphases que j'ai examinées offraient une disposition, sinon irrégulière, du moins peu conforme au schéma classique. Les anses n'avaient pas leurs branches disposées dans un plan horizontal, mais elles se plaçaient toujours plus ou moins parallèlement au grand axe fusorial. Il ne s'agissait pas d'insertion en superposition selon une couronne équatoriale. L'ensemble des chromosomes composait alors une masse assez peu ordonnée d'où émergeaient librement les extrémités des anses. Pour tout dire, chez les Vers étudiés dans ce travail, j'ai rencontré des images comme celles que représentait déjà GUIGNARD en 1891, et BORGERT plus tard en 1910.

Chez la Truite, HENNEGUY a montré, il y a déjà longtemps, qu'à ce stade, les chromosomes sont disposés à peu près parallèlement suivant l'axe des filaments achromatiques.

Cet arrangement des chromosomes est dû au fait que, excepté chez l'*Ascaris*, il ne se fait aucun décollement de chromosomes à la métaphase. Les chromosomes qui doivent être éloignés définitivement les uns des autres, à l'issue de la métaphase *sont préparés depuis très longtemps*. Ils constituent bien des couples définis ; mais l'indépendance de chacun dans le couple est relativement grande. C'est pourquoi la constitution d'une couronne régulière à l'équateur se réalise rarement, et peut être considérée comme absolument contingente.

Le cas de BORGERT est intéressant à cet égard. Le type de plaque équatoriale qu'il a rencontré s'éloigne tellement parfois du schéma classique, qu'il n'a pas cru pouvoir expliquer, dans ce cas, la séparation à l'équateur, autrement que par l'intervention d'une *division transversale*. Les figures de BOR-

GERT sous les yeux, je ne crois pas du tout à l'existence d'une *Quertheilung* dans le cas étudié par lui. Les chromosomes dédoublés qui se présentent à la métaphase sont des moitiés longitudinales subdivisées. Il ne se produit pas de division de chromosomes, pas plus longitudinale que transversale, mais un écartement progressif des moitiés primaires préformées vers les deux pôles.

A la métaphase, ces moitiés sont disposées au même niveau et *parallèlement, dans le sens du fuseau.* Insensiblement, elles glissent, dans chaque paire, l'une au long de l'autre, jusqu'à opposition complète. La métaphase et l'anaphase sont ici, pour ainsi dire, intriquées.

Ayant l'intention de traiter ailleurs et plus en détail, cette question des plaques équatoriales, je ne m'attarderai pas à présenter, ni à discuter le travail de BONNEVIE sur les chromosomes de *Nereis limbata* (1908). De tous les auteurs, BONNEVIE est certainement celui qui a eu sous les yeux les aspects les plus favorables à mon explication du mécanisme de la mitose somatique. La figure 52 de son mémoire en fait foi. Elle représente une métaphase prise dans un blastomère de *Nereis* où l'on ne voit que des dyades en forme de croix. BONNEVIE fait remarquer l'identité de ces dyades avec celles des mitoses maturatives. Malheureusement, elle n'a pas du tout saisi leur valeur, ni la façon dont elles se comportent à la fin de la métaphase ; et, de son mémoire, on ne peut guère retenir que les figures. Elle n'a pas fait la distinction, absolument nécessaire cependant, entre *division* et *subdivision*, entre *dyades primaires* et *dyades secondaires.*

Son travail est surtout méritant par l'observation et par la sincérité dans l'exécution des dessins.

DEUXIÈME PARTIE

L'Hétérotypie et les mitoses de maturation[1]

A. DANS LA SPERMATOGÉNÈSE DE SABELLARIA SPINULOSA Leuck.

Pl. 4, fig. 34 à 55 ; pl. 5, fig. 56 à 73.

1. Le noyau des spermatocytes I au début de son évolution.

La dernière mitose spermatogoniale a eu lieu, identique aux précédentes. Les deux cellules issues de cette division ne diffèrent pas essentiellement, au moins au début, de toute cellule somatique ordinaire. Remarquons cependant que *la taille des éléments n'a pas cessé de décroître à partir des grosses spermatogonies* fixées sur le vaisseau sanguin. Mais le nombre somatique des chromosomes à la dernière anaphase goniale est bien de 8, et la façon dont ceux-ci se comportent à la télophase est absolument la même que pour les divisions de cellules somatiques.

En se dédoublant à ce moment, ils fournissent, à chaque spermatocyte I, 16 chromosomes filamenteux bien individualisés. Ceux-ci obéissent à l'orientation générale de tout noyau ; c'est-à-dire qu'ils sont disposés sous forme d'anses qui descendent du Polseite au Gegenpolseite, les courbures des anses siégeant dans le Polseite. Ainsi la figure 34, qui représente deux jeunes spermatocytes I, correspond exactement à la figure 27 montrant deux spermatogonies de la troisième génération. Il n'est entre elles de différence que sous le rapport de la taille, le fait de la présence ou de l'absence de chromoplastes dans un noyau n'ayant aucune importance morphologique.

(1) Il est de convention d'appeler la première mitose de maturation, la mitose I : et la seconde mitose de maturation, la mitose II. Les différentes phases de ces mitoses prennent les symboles correspondants I ou II.

La série des figures 34 à 37 montre les transformations chromosomiques telles que nous sommes maintenant habitués de les distinguer à la télophase. Dans la figure 34, les progrès de la division longitudinale et de la formation des anastomoses sont déjà bien accusés. Mais le véritable état quiescent n'est atteint que dans la figure 35. Ici, les moitiés longitudinales sont indiquées sous la forme de minces filaments parallèles disposés régulièrement par paires. Deux chromoplastes siègent dans le champ polaire aux chromocentres ; leur importance demeure proportionnée à la taille du noyau, aussi sont-ils peu volumineux à présent, eu égard à ce qu'ils étaient avant les premières mitoses spermatogoniales.

Dans la figure 36, l'écartement latéral des moitiés longitudinales dans chaque paire s'est réalisé. Leurs branches descendent du champ polaire avec un trajet très irrégulier. Elles ne sont pas indiquées par un trait franc, mais par une ligne hésitante, délicate. Il est certain que la plus grande partie de la substance de chaque chromosome a passé sous forme du réseau anastomotique qui l'accompagne dans sa période d'accroissement.

Dans la figure 37, les moitiés longitudinales sont plus étirées, moins substantielles encore. Mais malgré l'extrême degré de différenciation, il demeure possible de mettre en évidence et de reconnaître, en dehors de toute suggestion, les 16 chromosomes filamenteux que renferme le noyau des spermatocytes I, à l'issue de la dernière télophase goniale.

Il n'est guère possible de connaître la durée de la période quiescente. Quoi qu'il en soit, à un moment donné, le noyau est le siège de phénomènes qui le font repasser peu à peu par tous les aspects télophasiques, mais cette fois, en sens inverse. J'ai déjà eu l'occasion de le montrer plusieurs fois : la prophase est une sorte de télophase renversée opérant sur un matériel chromosomique qui a doublé en masse comme en nombre.

Chaque moitié formée à la dernière télophase goniale retire le système des fines anastomoses réticulées qui lui est propre.

Autrement dit, l'axe de ce système se renforce et devient plus colorable à mesure qu'il récupère sa substance étalée autour de lui. C'est alors qu'il devient facile de se convaincre que *les anses filamenteuses sont appariées depuis qu'elles existent.* La chose ne peut nous surprendre, puisque nous avons assisté à leur genèse précédemment, et avons vu que chacune est une moitié longitudinale.

La figure 38 représente le Gegenpolseite d'un noyau considérablement éclairci par suite de la reconcentration de la substance chromosomique. Dans cette région convergent les extrémités des branches nettement appariées. Dans chaque paire, l'appariement se traduit par des parallélismes, des entrelacements, des contacts, etc. Il n'est pas très commode de retrouver les terminaisons mêmes de ces branches, parce que celles-ci s'intriquent les unes dans les autres.

Le mouvement de reconcentration continue. Les 16 anses filamenteuses ont ramené à elles la substance des mailles anastomotiques qui leur appartiennent respectivement. A mesure qu'elles s'épaississent, elles se contractent ; leur trajet se rectifie. En même temps, les indices de la subdivision longitudinale disparaissent, ainsi que le montre la figure 39.

Ce qui frappe le plus dans cette figure, c'est l'état singulier du champ polaire. On sait qu'en cet endroit, se trouvent ordinairement deux chromoplastes. A ce moment de l'évolution du spermatocyte I, ils ont disparu. A leur place, on retrouve seulement une coloration intense intéressant toute la région du pôle. C'est une sorte de réseau extrêmement fin et serré qui retient toutes les courbures des anses ; il ne s'agit pas d'une masse compacte, mais bien d'un tissu dont la complexité et l'épaisseur sont fonction de sa colorabilité. Il faut voir là selon moi le fait suivant : la substance des chromoplastes, devenue plus liquide, a formé un réseau de très petites et très nombreuses mailles, elle s'est comportée comme toute substance colloïdale, qui, en gonflant, montre mieux sa structure alvéolo-réticulaire. C'est un phénomène du même ordre que la colo-

ration fondamentale du noyau dont j'ai parlé plus haut et qui s'obtient au cours de la différenciation extrême de quelques états quiescents. J'ajoute que cet aspect ne doit pas avoir une grande durée ; c'est simplement un stade fugitif de la reconcentration chromosomique, en relation avec le retour aux chromosomes de la substance chromoplastique.

En même temps que la reconcentration se poursuit, le trajet des anses filamenteuses se régularise et les parallélismes signalés entre les anses de chaque paire sont maintenant bien affirmés. Mais le processus de concentration est plus actif au Gegenpolseite, c'est-à-dire, du côté des vestiges fusoriaux internucléaires (sphère ou idiozome de Meves), que du côté opposé. Alors les terminaisons libres apparaissent avec une grande netteté : chacune s'élargit en une sorte de pied qui butte contre la membrane du fond du noyau. Dans le champ polaire, la situation est toujours moins claire, parce que cette région continue d'être occupée par la ouate sidérophile qui enveloppe toutes les courbures, elles-mêmes en train de se dégager lentement. Quant aux branches visibles, elles ont l'aspect moniliforme coutumier des chromosomes filamenteux ; au niveau des épaississements sont tendues les anastomoses latérales anciennes, celles qui furent formées les premières, lors de la reconstitution télophasique (fig. 40).

2. **L'anamitose.**

Dans tout noyau somatique en mitose, les phénomènes de la prophase ne débutent pas autrement que je viens de le décrire pour le noyau du spermatocyte de premier ordre. Les anses chromosomiques filamenteuses, au nombre de 8 paires, subissent une reconcentration progressive de leur substance. Elles deviennent toutes un bâtonnet courbe de forme trapue ; puis, à l'équateur de la figure mitotique, les 8 paires sont dissociées définitivement. Huit anses chromoso-

miques ayant la valeur de moitiés longitudinales s'éloignent vers un pôle, huit autres anses vers l'autre pôle.

Si le noyau du spermatocyte I se comportait jusqu'au bout comme un noyau ordinaire, les anses filamenteuses décrites dans les figures précédentes se raccourciraient rapidement ; elles se porteraient bientôt dans le plan équatorial, et la mitose aurait lieu.

Mais le noyau du spermatocyte I, qui, morphologiquement, est si ressemblant à celui des éléments somatiques, diffère de ces derniers par sa nature intime, ou, si l'on veut, par sa qualité. Soit qu'il possède des propriétés particulières, soit qu'il soit frappé d'une sorte d'arrêt de développement, il ne se comporte pas comme les autres noyaux. Pour une cause inhibitrice encore inconnue qui relève de la maturation génitale, la mitose commencée ne s'achève pas.

C'est en cela que se manifeste pour la première fois la nature particulière du spermatocyte de premier ordre. Il est incapable d'accomplir jusqu'au bout la série des transformations chromosomiques de la prophase. A ce point de vue, mes résultats confirment l'idée, exprimée récemment par Richard Hertwig, d'une mitose avortée à la prophase du premier cyte.

Je reprendrai maintenant la description des paires d'anses au point où je l'ai abandonnée avec la figure 40. Dans la figure suivante la disposition par couples apparaît de plus en plus clairement. Les anses se renforcent encore et ne cessent d'accroître leur indépendance. En même temps, on constate d'une façon indubitable la tendance à un rapprochement réciproque des branches de chaque paire. Il semble qu'elles soient attirées l'une par l'autre, pour reconstituer l'intégrité de l'ancien chromosome somatique dont elles dérivent.

Ainsi, peu à peu, sous les yeux de l'observateur, au lieu de l'achèvement d'une mitose homéotypique, voici ce qui se passe : les 8 chromosomes anaphasiques que l'on a vu se diviser longitudinalement avant la dernière télophase goniale,

ont une tendance à se reconstituer par rapprochement de leurs moitiés, individualisées, il y a longtemps déjà.

Ce phénomène est l'un des plus curieux de toute la période d'accroissement du spermatocyte I. En raison de son importance théorique, je propose de désigner ce processus si original, véritable récurrence mitotique, sous le nom d'*anamitose.*

La série des figures 41-44 représente quelques aspects caractéristiques de l'anamitose. Dans les figures 42 et 43, on peut voir, comment d'une façon générale, le rapprochement débute dans la région de l'antipôle, le mouvement même commençant aux extrémités libres toujours plus nettes, et se propageant lentement en remontant vers le champ polaire. Celui-ci est encore peu lisible ; il demeure occupé par le feutrage anastomotique sidérophile, où les courbures se sont allongées considérablement. Aussi demeurent-elles filamenteuses, alors que les branches des anses ont déjà recouvré l'allure spirémateuse, plus conforme à l'idée qu'on se fait généralement du chromosome. Sans doute, cet allongement au niveau des courbures s'accroît encore à mesure que le feutrage des anastomoses disparaît; ce qui provoque dans cette région d'assez grands écartements entre les moitiés longitudinales.

Un moment vient cependant où toute trace des chromoplastes s'est évanouie, le rapprochement se réalise aussi dans le champ polaire, et bientôt le parallélisme le plus étroit règne entre les deux filaments chromosomiques. L'ensemble de la figure continue à se régulariser et l'on passe aux aspects de la figure 44. Ici, le noyau est vu par le champ polaire ; alors que, sur la plus grande partie de leur trajet, les 8 chromosomes du début de la dernière télophase goniale sont reconstitués, dans le champ polaire, les moitiés persistent un certain temps encore à demeurer écartées.

Mais, dans la figure 45, le processus de rapprochement longitudinal est bien près de s'achever. Le noyau a recouvré sa clarté originelle ; il n'est pas difficile d'établir le nombre exact des couples ainsi obtenus. La chose est d'autant plus

aisée que chaque moitié a retiré tous ses prolongements latéraux ; il ne persiste plus qu'un nombre relativement peu élevé d'anastomoses réunissant les couples entre eux. Chaque moitié apparaît aussi sous une forme contractée et vivement chromatique. Huit couples de chromosomes, huit anses, doubles sur toute leur longueur, se trouvent disposées à ce moment à l'intérieur de la cavité nucléaire du spermatocyte I.

Au cours de l'introduction, j'ai dit que, depuis le travail de von Winiwarter de 1900, les stades décrits plus haut avaient fait la préoccupation de nombreux auteurs. La plupart d'entre eux, sinon tous, ont retrouvé les aspects de rapprochement longitudinal signalés par le savant belge, et ils ont appliqué la terminologie créée par lui, à cette époque. On sait que von Winiwarter appelle noyaux *leptotènes*, ceux qui présentent un élément chromosomique filamenteux grêle et non apparié ; noyaux *pachytènes* ceux qui renferment les anses épaisses ou pachytènes provenant de l'appariement et de l'accolement de deux filaments grêles ou leptotènes, dans le sens de la longueur. Ces expressions ont le mérite d'être purement et simplement descriptives. Leur usage tend de plus en plus à se généralisèr et je les emploierai volontiers à mon tour; d'autant plus qu'elles sont d'un maniement très commode pour ceux que la notion ancienne de spirème ne satisfait plus.

Seulement, pour éviter dès à présent toute confusion, il importe de s'arrêter sur le point suivant. C'est que, tandis que von Winiwarter et les auteurs partisans de la conjugaison latérale, voient dans les filaments leptotènes des chromosomes somatiques entiers, à mes yeux les mêmes filaments ne représentent que des moitiés longitudinales de chromosomes somatiques.

Du même coup, la valeur des anses pachytènes est déplacée : tandis que pour les cytologistes précédents elles sont des sortes de chromosomes bivalents, résultant de l'accolement ou de la conjugaison de deux chromosomes somatiques monovalents; dans mon interprétation, *chaque anse pachytène représente un chromosome somatique seulement.*

Pour ceux-là, le nombre des anses pachytènes représente le nombre réduit $\frac{n}{2}$ des chromosomes. Pour moi, il y a toujours autant d'anses pachytènes que de chromosomes somatiques dans l'espèce étudiée.

Le nombre des anses pachytènes est 8, chez *Sabellaria*. Même lorsqu'elles sont complètement formées, le noyau n'a pas atteint encore sa turgescence maxima, mais il est certain qu'à ce stade le suc nucléaire ne cesse de s'accroître activement. Déjà, dans la région antipolaire et sur les flancs du noyau, les anses s'écartent les unes des autres et se disposent régulièrement à égale distance ; dans le champ polaire au contraire elles restent en contact par leur courbure (fig. 46). Mais bientôt, le champ polaire semble s'élargir, à son tour, du fait que les courbures se séparent et l'on obtient des aspects que rappelle la figure 47. Le noyau a augmenté son diamètre ; l'ensemble est clair et harmonieux.

Ce temps de l'évolution des spermatocytes I marque le moment où, selon les anciens auteurs, le noyau double sa masse de chromatine. C'est à ce stade qu'ils placent la reconstitution d'un spirème épais dû à l'aboutement des chromosomes. Il ne peut être question ici de ce spirème, puisqu'à aucun moment de la formation et de l'existence des anses pachytènes, celles-ci ne cessent de montrer leurs extrémités libres contre la membrane de la région antipolaire.

La période des anses pachytènes régularisées dure assez longtemps, si l'on en juge par le fait que, lorsqu'on les rencontre dans le cœlome, c'est toujours en abondance.

3. L'accouplement des anses pachytènes, la formation des anneaux.

Pl. IV, fig. 48-55 ; pl. V, fig. 56-64 ; Pl. XIV, fig. 214-217.

Les anses pachytènes sont orientées comme l'étaient les chromosomes télophasiques de la dernière division spermatogoniale, c'est-à-dire, avec leur courbure dans le champ polaire, et leurs extrémités libres tournées vers la sphère. C'est

ce que Janssens appelle le stade du *bouquet orienté*. A cette orientation si nette succède une sorte de déviation des anses par rapport à leur première disposition. D'abord les anses, légèrement contractées à la suite de leur formation, se détendent dans la cavité nucléaire, et, en même temps elles esquissent un mouvement de torsion très caractéristique.

Les deux branches de chaque anse se rapprochent l'une de l'autre avec tendance à la fermeture de la courbe polaire et l'une semble s'enrouler autour de l'autre. D'autre part, il arrive souvent qu'à ce moment, par suite des mouvements exécutés à l'intérieur du noyau, les deux filaments leptotènes entrés dans la composition des anses pachytènes marquent une tendance à se séparer. Autrement dit, la très mince fente longitudinale qui persistait entre elles réapparaît sous la forme d'un libre espace, et même un commencement de dislocation se montre dans chaque anse épaisse, avec formation d'anastomoses entre les moitiés longitudinales en train de s'écarter. Parfois, toutes les anses pachytènes, en même temps, sont ramenées subitement à l'état de paires d'anses jouissant d'une assez grande indépendance l'une par rapport à l'autre dans chaque couple (fig. 50).

Ce stade a été décrit minutieusement par un certain nombre d'auteurs sous le nom de *strepsinema*. Dans un chapitre ultérieur, j'aurai l'occasion de revenir sur les aspects des filaments dits « strepsitènes », et j'espère pouvoir montrer qu'ils n'ont pas l'importance qu'on leur a accordée. A mes yeux, en effet, le fait que les anses pachytènes paraissent soudainement se cliver et que les moitiés formées s'écartent l'une de l'autre tout en demeurant plus ou moins enroulées l'une autour de l'autre ne présente qu'un intérêt secondaire. Cette particularité n'altère en rien les grandes lignes de l'évolution des anses pachytènes, comme on verra plus loin. Il convient de faire remarquer dès maintenant : 1° que, même dédoublée à ce point, la réalité de l'anse pachytène n'a pas été modifiée, puisque celle-ci représente essentiellement, non un chromosome

unique, mais une paire d'anses jumelles leptotènes ; 2° que l'orientation de ces dernières est restée la même jusqu'à présent que celle des anses pachytènes nouvellement formées ; 3° que ces aspects de dédoublement, bien que d'une assez longue durée, ne persistent pas dans la spermatogénèse de *Sabellaria*.

Les extrémités libres des anses pachytènes présentent, même avant le dédoublement, une physionomie curieuse. En cet endroit, le parallélisme des moitiés formatrices ne persiste pas longtemps ; les terminaisons de celles-ci, tout d'abord accolées, se séparent, se recourbent et s'opposent, comme si, arrêtées par un obstacle, elles avaient dû se réfléchir selon un angle droit. La chose apparaît bien dans la figure 48, où l'on peut voir une anse pachytène présenter, à ses deux extrémités, le rebroussement que je viens de décrire ; tandis que, pour une anse voisine, un commencement de séparation se manifeste, dans la région de la courbure, entre les deux anses-filles qui la constituent.

Les figures 51 et 52, au contraire, représentent des noyaux où les anses pachytènes ont commencé à se désorienter sans cependant se résoudre en leurs moitiés longitudinales. Dans la figure 55, les anses se sont allongées considérablement et elles exécutent le mouvement de torsion indiqué plus haut. La fente qui sépare les deux anses jumelles reste bien visible, mais elle montre plutôt une tendance à se rétrécir. Parfois, elle demeure ouverte dans certains endroits seulement ; dans les autres, les moitiés longitudinales se sont à nouveau rapprochées jusqu'au contact.

Toutes ces transformations aboutissent à donner au noyau la physionomie de la figure 56. L'ensemble des chromosomes s'est éclairci ; on a l'impression qu'une réduction du contenu nucléaire vient de s'opérer. De plus, au lieu de présenter simultanément 8 courbures d'anses, le noyau n'en montre plus que 4. Que s'est-il passé ?

L'examen de la figure suivante va nous mettre sur la voie.

Le nombre des chromosomes paraît y avoir également diminué. De plus, la configuration des anses a certainement changé ; au lieu d'anses très simplement disposées comme à l'ordinaire, on trouve des figures chromosomiques curieuses, des sortes de huit plus ou moins compliqués, mollement tordus et appliqués contre la face intérieure de la membrane nucléaire. Si l'on essaie la numération, on ne compte plus 8 anses, mais 4 seulement de ces singulières figures en 8 de chiffre. De plus, chacune de celles-ci ne paraît pas simple, elle présente deux solutions de continuité correspondant à deux sortes d'articulations en forme de croix évidée.

Parfois, quand on a affaire à des chromosomes un peu plus contractés que d'habitude, cette croix paraît homogène, comme taillée à même la substance chromosomique ; de pareils aspects ne peuvent renseigner sur la nature de ces formations. Mais, le plus souvent, on s'aperçoit que les croix évidées n'ont pas d'existence propre ; elles se laissent décomposer en quatre branches qui n'affectent entre elles que des rapports de contact. A leur niveau, existe bien une interruption de la substance chromosomique, partout ailleurs homogène et continue.

Voici comment l'observation approfondie permet d'expliquer la structure des noyaux à ce stade :

Il faut se représenter, très nettement, la position des anses dans la cavité nucléaire, au moment où elles n'ont pas encore ébauché le mouvement de désorientation. Les extrémités libres, au nombre de 16, convergent et se touchent au fond de la cavité, dans la région antipolaire. On l'a vu, ces extrémités peuvent de bonne heure présenter un rebroussement particulier qui a été décrit à propos de la figure 48. D'autre part, toutes les courbures, au nombre de huit, sont étalées dans la région polaire, sous la membrane, et elles appartiennent à deux groupes différents de chromosomes, l'un d'origine paternelle, l'autre d'origine maternelle. Ces deux groupes représentent les deux pronuclei de la fécondation, et leur position est indiquée par deux chromocentres latéraux situés dans le champ polaire.

Pour alléger l'explication, considérons le cas de deux anses pachytènes seulement ; l'une appartenant à l'un des chromocentres, l'autre au chromocentre opposé.

Les terminaisons libres des deux anses, qui convergent dans le fond du noyau, s'accollent deux à deux, et en s'appliquant l'une contre l'autre déterminent la formation de deux articulations d'apparence cruciale, telles que je viens de les décrire. Au moins pendant un certain temps, celui de l'aboutement, la figure a conservé la régularité ancienne. A ce moment encore persistent les chromocentres, les courbures des anses sont toujours étalées sous la membrane de la région polaire et selon ces chromocentres.

Les chromocentres sont contenus dans un plan horizontal perpendiculaire au grand axe cellulaire et les figures cruciales dues à l'aboutement des extrémités de la région antipolaire sont toutes dans un plan vertical qui renferme ce grand axe. Je l'appelle plan de rebroussement ; il sera le plan équatorial de la mitose qui va suivre.

Si j'appelle maintenant A et B, les deux chromocentres opposés, ils sont situés symétriquement de part et d'autre du plan de rebroussement. Mais ils en sont encore peu éloignés, parce qu'ils siègent toujours jusqu'à présent dans le champ polaire. Or, à mesure que nous poursuivrons la description de la prophase du spermatocyte I, nous verrons les points A et B s'éloigner de plus en plus l'un de l'autre, jusqu'à l'instant où ils se seront opposés au maximum de distance. Alors, nous serons bien près de voir s'accomplir la première mitose maturative (fig. 214, 216, 217).

Les 6 autres anses pachytènes du noyau se comportent de la même façon et en même temps que les 2 données en exemple. Ainsi, les 8 anses pachytènes, tout en obéissant encore à l'orientation générale, composent 4 couples, grâce à l'aboutement des extrémités deux à deux dans le fond de la cavité antipolaire. Là, au moins à un moment, siègent 8 articulations en forme de croix évidée qui sont l'expression

de cette sorte d'accouplement. Ai-je besoin de dire que je n'attache à ce processus aucune idée de copulation, de conjugaison, etc.

Après s'être soudées, comme il vient d'être dit, les anses s'allongent considérablement, et elles subissent la torsion qui a pour résultat de faire perdre leur orientation. La figure 57 montre 4 couples diversement contournés, formant des boucles assez nombreuses, en relation avec l'allongement chromosomique, de part et d'autre du plan de rebroussement. Dans la figure 58, au contraire, les anses commencent à se contracter et à s'épaissir. Il semble que les mouvements se fassent sans aucun ordre, mais cela tient à ce que le noyau n'est pas représenté en entier. Du reste, on n'obtient jamais les images rigides du schéma ; il s'en faut qu'au cours des déplacements, les croix évidées se montrent toujours exactement dans le plan de rebroussement. Chaque couple cherche péniblement sa position d'équilibre ; tout cela doit durer longtemps.

Dans la figure 59, la contraction a commencé pour 2 couples qui occupent déjà leur position définitive, tandis que les deux autres sont encore allongés et d'apparence compliquée. Pour ceux-ci surtout, de nombreuses anastomoses demeurent établies entre les anses plus ou moins déformées qui les composent.

Pour la représentation d'un noyau qui se présentait particulièrement bien à l'observation, je n'ai figuré qu'un seul couple (fig. 60), afin de montrer que la complication des noyaux est due seulement au degré d'allongement des courbures et au mouvement des figures en 8 de chiffre. Peu à peu, celles-ci se raccourcissent et elles vont en se simplifiant progressivement jusqu'à prendre la forme d'un anneau allongé. Dans la figure 61, les quatre couples d'anses pachytènes sont définitivement représentés par quatre anneaux réguliers qui occupent toute la hauteur du noyau.

A ce stade, la membrane nucléaire ne tarde pas à dispa-

raître. Côte à côte sont rangés, dans quatre plans verticaux parallèles, les quatre anneaux dont chacun résulte d'un 8 détordu et contracté. Un système de fibrilles, qui acquiert plus tard la forme fuselée, maintient les quatre anneaux dans cette situation. Alors, les formations cruciales qui marquent les limites des chromosomes sont toutes situées sensiblement au même niveau. Le plan qui les contient n'est autre que l'ancien plan de rebroussement des anses pachytènes. Mais, tandis qu'auparavant nous l'envisagions en position verticale, maintenant il indique l'équateur de la figure mitotique et, eu égard au grand axe de cette figure, il devient horizontal. C'est en effet par la dislocation des anneaux, au niveau des croix évidées à lumière losangique, que la mitose va débuter.

Les aspects des figures 62 et 63 marquent l'achèvement de la prophase, mais avant que la mitose s'exécute, une contraction de la substance chromosomique a encore lieu, qui, en diminuant le rayon de courbure des anneaux, a pour résultat de transformer leur ensemble en une masse chromatique aussi dense que celles des figures de tassement polaire. Les anneaux se raccourcissent considérablement et ils deviennent si trapus qu'il est impossible de reconnaître la lumière des articulations, ainsi que la fente longitudinale des anses pachytènes qui les composent. Il n'est même possible de reconnaître les limites propres des anneaux que si l'on surdécolore les préparations. La figure 64 représente les anneaux en train de subir cette extrême contraction de la métaphase. Mais le processus va beaucoup plus loin qu'il n'est montré ici.

A cette contraction fait suite une détente générale qui conduit rapidement à l'anaphase. Alors, les chromosomes réapparaissent nettement dans les préparations. Dans les figures 61-63, il était facile de reconnaître la véritable nature des anneaux, grâce à l'indépendance dont jouissent les deux anses pachytènes de chaque anneau l'une par rapport à l'autre, grâce aussi au fait que la fente longitudinale qui les carac-

térise est particulièrement claire à ce stade. A l'anaphase, nous retrouvons cet avantage. Chaque anneau s'est alors scindé en ses deux parties supérieure et inférieure qui s'écartent et se rapprochent de leur pôle respectif (fig. 218). Et pendant que ce mouvement ascensionnel s'opère, la division longitudinale se manifeste par une grande indépendance entre les moitiés constituantes (fig. 66-68). Le plus souvent elles demeurent en contact au niveau de leur courbure en dessinant des sortes d'X dont les extrémités renflées s'écartent notablement ; parfois, elles demeurent juxtaposées l'une à l'autre. Mais, il est aussi des cas où elles sont séparées du premier coup et le demeurent.

La seconde mitose sépare les moitiés de chaque anse pachytène. Ainsi, seulement à la métaphase II, s'achève la division longitudinale déjà commencée à la dernière télophase spermatogoniale.

B. DANS LA SPERMATOGÉNÈSE D'OPHRYOTROCHA PUERILIS. Clprd.-Mecz.

Pl. VI, fig. 91 à 112.

Le nombre somatique est ici de 4, et, pour l'établir avec certitude, il faut s'adresser au stade de diaster anaphasique. Dans les préparations où la décoloration a été insuffisamment prolongée, les figures sont en général difficiles à analyser à ce stade. Chaque aster comprend quatre anses très épaisses, dont les extrémités des branches sont légèrement entaillées (fig. 91). Dans les préparations favorables, chaque aster montre qu'il est, en réalité, constitué de quatre anses déjà dédoublées sur toute leur longueur (fig. 92). Autrement dit, chaque aster anaphasique comprend 4 couples d'anses plus ou moins étroitement rapprochées dans chacune des couples. Dans les mitoses spermatogoniales, toutes ces anses subissent à leur entrée à l'état quiescent les transformations qui abou-

tissent à la *subdivision*. Mais, dans les noyaux au repos qui proviennent de la dernière division spermatogoniale, ces transformations sont à peine ébauchées. En sorte que le noyau du spermatocyte I, au début de la prophase, renferme seulement 8 anses filamenteuses, qui sont les moitiés longitudinales des 4 chromosomes somatiques de cette annélide.

Pour sortir de l'état dit de repos, le processus est très simple : les blocs chromatiques disposés en séries linéaires représentant les 8 moitiés longitudinales, diminuent peu à peu de volume cependant que les tractus qui vont d'un bloc à l'autre dans chaque série linéaire se renforcent à leurs dépens. Ainsi les filaments recouvrent leur physionomie première, et ils régularisent leur trajet tandis qu'une partie des anastomoses latérales disparaît. En un mot, nous assistons à la reconcentration progressive de la substance des filaments grêles dont chacun, je le répète, a la valeur d'une moitié longitudinale de chromosome (fig. 94).

De bonne heure, les moitiés longitudinales filamenteuses se transforment en de longs cordons encore sinueux qui ne tardent pas à se contracter tout en conservant leur orientation ancienne. Dans ce mouvement de contraction, les deux moitiés longitudinales, qui proviennent de la même anse somatique, se rapprochent l'une de l'autre ; ce qui se traduit par un parallélisme de plus en plus apparent. Déjà, la majeure partie des anastomoses latérales a disparu ; en tous cas, il devient impossible de les mettre en évidence. De plus, par suite de l'individualisation croissante des moitiés et de la reconcentration de leur substance, elles cessent de participer à la formation des chromoplastes. Comme ceux-ci ne jouissent pas d'une existence propre, en restituant à chaque anse filamenteuse la part de substance qui lui appartient, ils disparaissent du même coup.

Lorsque la reconcentration des moitiés longitudinales est en train de s'opérer, en enlevant définitivement toute apparence réticulée au noyau, un nouveau phénomène commence

à se manifester : c'est une tendance de l'ensemble des filaments chromosomiques à se masser excentriquement dans la cavité nucléaire. La rétraction latérale ne tarde pas à s'accentuer, en sorte que bientôt un espace complètement libre occupe toute une aire du noyau. C'est l'aspect bien connu maintenant du synapsis (fig. 95). Cette rétraction ne se fait pas d'une façon quelconque ; elle obéit au contraire à l'orientation générale normale des anses chromosomiques. Ainsi, toujours le mouvement synaptique est dirigé selon le grand axe du noyau, du champ polaire au champ opposé. Par suite la courbure des anses se rapproche des extrémités libres siégeant dans le champ antipolaire, tandis que la région qui correspond au champ polaire, peu à peu abandonnée, finit par n'être plus occupée que par le suc nucléaire, lequel est absolument rebelle aux colorants. Je dois ajouter que la contraction synaptique n'est pas aussi radicale dans tous les cas. Il arrive que plusieurs anses filamenteuses conservent la position première, c'est-à-dire continuent de s'étendre d'un pôle à l'autre selon toute la hauteur du noyau. On a affaire à une figure de synapsis incomplet ; alors, un chromoplaste persiste souvent dans le champ polaire, comme le représente la figure (fig. 96).

Pendant le synapsis, les moitiés longitudinales n'ont pas cessé de se rapprocher, l'une de l'autre, lentement. Les aspects de parallélisme sont maintenant étroitement accusés. Bientôt, on assiste à une sorte de détente de la masse filamenteuse, et, comme ce mouvement est plus prononcé pour certaines paires que pour d'autres, la figure s'éclaircit tout à coup. (fig. 97). Il est facile de suivre dans leurs sinuosités les 4 paires filamenteuses qui représentent les chromosomes du spermatocyte. Les moitiés sont encore grêles et moniliformes, mais plus le rapprochement s'accentue plus les filaments augmentent d'épaisseur (fig. 99). Dans leur mouvement réciproque ils finissent par se toucher nœud à nœud ; mais au niveau des entrenœuds, persiste une fente très nette qui représente la division longitudinale réalisée à la télophase. On a dès lors

dans le noyau 4 anses chromosomiques épaisses dont chacune est une double bande noueuse, très longue encore, orientée comme l'étaient les moitiés filamenteuses qui la constituent. Ce sont les anses pachytènes des auteurs (fig. 100). Le noyau du permatocyte de 1er ordre, chez *Ophryotrocha* comme chez *Sabellaria*, en renferme autant qu'il existe de chromosomes somatiques.

A propos de la formation des chromoplastes localisée à la télophase, j'ai eu l'occasion de montrer que le contenu figuré du noyau avait une tendance à se partager en 2 groupements égaux occupant chacun une moitié de la cavité nucléaire. Cette tendance s'affirme encore lors de l'appariement des moitiés filamenteuses. Aussi les 4 anses pachytènes sont-elles de bonne heure groupées sous la forme de deux couples où règne un parallélisme remarquable entre les branches constituantes (fig. 101 et 102). Bien que cette étude ne vise pas à autre chose qu'à des conclusions morphologiques bien établies, peut-être est-il permis de voir dans cette disposition curieuse, l'expression objective de l'hypothèse de la gonomérie, formulée par Häcker.

Le mouvement de concentration ne s'arrête pas là, les quatre longues anses pachytènes continuent de se raccourcir en égalisant leurs contours. Leur largeur s'accroît sensiblement aux dépens de leur longueur et elles prennent chacune la forme d'un bâtonnet court extrêmement épais, très contracté, où l'on peut encore cependant reconnaître la trace de la fente longitudinale (fig. 103). Mieux que précédemment leur répartition en deux groupes de deux se manifeste. Puis elles se contractent à nouveau, et en même temps elles se rectifient ; en sorte que les 4 anses pachytènes se transforment en d'énormes bâtonnets dont les extrémités sont légèrement recourbées et qui reposent le plus souvent parallèlement l'un à l'autre. Par exception, un ou deux de ces volumineux chromosomes doubles, que nous pouvons appeler désormais des dyades, peuvent affecter une disposition différente. Ainsi l'un peut être disposé transversalement et embrasser les trois autres avec

ses deux terminaisons (fig. 104). Ou bien, il se présente sous la forme d'un anneau incomplètement fermé parmi les autres qui sont claviformes. Lorsque 2 dyades se présentent ainsi en anneau dans le même spermatocyte, j'ai remarqué que ce sont toujours ceux qui occupent une situation marginale. Il ne faut voir dans tout cela que des variantes sans importance dues aux actions mécaniques qui agissent sur la cellule à ce moment.

Une remarque plus intéressante et vraiment importante s'attache au fait que, dans toutes ces conditions, toujours les quatre dyades demeurent groupées deux à deux. Insensiblement le spermatocyte s'aplatit de façon à ce que le grand axe cellulaire repose maintenant dans un plan perpendiculaire à celui de sa première position (fig. 106). Tout entier, il se transforme en la figure achromatique de la première mitose, Cependant chaque groupe de dyades se tourne lentement vers l'un des pôles du spermatocyte qui a acquis la forme fuselée.

J'ai montré à plusieurs reprises la tendance du noyau à répartir son contenu chromosomique en deux groupements de même valeur numérique. L'achèvement de la 1re mitose maturative n'est que la réalisation de cette tendance. Aussitôt que les dyades ont commencé leur ascension vers l'un ou l'autre pôle, la division du spermatocyte s'exécute brusquement (fig. 105). Avant même que les deux groupements se soient opposés complètement, la cellule se scinde en deux autres qui sont les spermatocytes de 2e ordre.

Le processus d'une pareille mitose est très curieux, il diffère complètement de celui d'une mitose ordinaire. Il ne s'agit ici d'aucune division de chromosomes, ni longitudinale, ni transversale.

Les spermatocytes de 2e ordre renferment deux dyades, c'est-à-dire deux chromosomes entiers, où la fente longitudinale est restée visible (fig. 107). Cette fente représente la division longitudinale opérée depuis très longtemps, depuis la dernière télophase spermatogoniale. Commencée lors de la reconstitution du noyau à cette époque, elle est restée suspendue pendant toute l'évolution du spermatocyte de premier ordre.

La première mitose ne l'intéresse pas et se réalise comme si elle n'existait pas. Elle ne s'achève qu'à la métaphase de la seconde mitose (fig. 108).

La seconde mitose fait rapidement suite à la première. Dans l'intervalle, les 2 dyades de chaque spermatocyte de 2e ordre, considérablement raccourcies, se dissocient en leurs moitiés constituantes qui s'éloignent définitivement. La plaque équatoriale de la seconde mitose comprend ainsi 4 anses dont chacune représente une anse filamenteuse du début de la prophase du spermatocyte de premier ordre. Les spermatides, très nombreuses dans la cavité générale où elles existent en liberté, renferment 2 chromosomes de grande taille légèrement incurvés (fig. 109). La transformation des spermatides en spermatozoïdes est facile à suivre, en raison même du nombre restreint des chromosomes et de la grande taille de ces derniers. Mais cela est en quelque sorte en dehors du sujet que je me suis tracé. La spermiogénèse proprement dite constitue, en effet, un chapitre technique tout à fait à part de la question générale de la maturation des produits génitaux mâles.

En résumé : le nombre régulier des chromosomes chez *Ophryotrocha* est 4. Le nombre des anses pachytènes est 4 également. A la première mitose, 2 anses pachytènes entières, simplement raccourcies, passent dans chaque spermatocyte de deuxième ordre. Alors, la division longitudinale, commencée à la dernière télophase goniale et suspendue pendant toute la prophase I, s'achève à la deuxième mitose. Les anses pachytènes sont dissociées en leurs éléments. Les spermatides reçoivent en définitive 2 chromosomes.

C. DANS LA SPERMATOGÉNÈSE DE LANICE CONCHYLEGA

Pl. V, fig. 74 à 80; Pl. VI, fig. 81 à 90.

J'ai pu examiner un grand nombre de mitoses somatiques chez cette annélide, grâce à des coupes faites sur des larves lorsque je me proposais d'étudier la morphogénèse des né-

phridies chez cette espèce. On sait que ces larves présentent une existence pélagique de longue durée. Je pouvais m'en procurer à chaque coup de filet fin dans le port en eau profonde de *Boulogne-sur-Mer* où elles abondent au mois d'août. Il est facile de les élever dans un cristallisoir où l'on renouvelle l'eau de temps en temps ; elles ne tardent pas, du reste, à se fixer sur le fond où leur croissance se fait rapidement. A mesure qu'elles grandissent, le tube muqueux, qu'elles possédaient au cours de leur vie libre, s'accroît et elles commencent de le renforcer en y agglutinant les particules solides qu'elles trouvent dans leur voisinage. Je les aidais du reste dans leur travail en les saupoudrant d'une pincée de sable qu'elles utilisaient rapidement à l'aide de leurs longs tentacules prétensiles. Dans ces conditions, je pouvais fixer des exemplaires de toutes les tailles.

C'est dans l'épithélium digestif que les mitoses se montraient en grande quantité. Après la longue description que j'ai donnée des divisions somatiques chez *Sabellaria*, je crois inutile d'entreprendre la description de celles que j'ai trouvées chez *Lanice*. Aussi bien, le nombre somatique seul m'intéresse actuellement. Il est de 6 chez cette annélide. A la fin de la prophase le noyau renferme 12 anses spirémateuses subdivisées qui représentent des moitiés primaires.

Comme chez *Sabellaria* toute la Spermatogénèse se déroule dans le cœlome, librement. On ne rencontre pas non plus ici le processus tubulaire, si commode pour la sériation, qu'offre l'*Ascaris*. Et cependant, *Lanice* est bien plus favorable à cet égard que *Sabellaria*, grâce au fait que la multiplication des spermatogonies et des spermatocytes I et II détermine la formation de spermatogemmes dans la cavité générale.

Un autre avantage présenté par les noyaux de *Lanice* est le nombre restreint des chromosomes ; mais il est plus apparent que réel, parce que la taille de ces noyaux semble avoir diminué en proportion. Somme toute, *Lanice* offre un matériel assez peu recommandable. Si je me suis arrêté à cet animal, c'est

surtout que j'avais un grand nombre de mitoses somatiques à ma disposition, et un matériel facile à renouveler.

Les Spermatogonies. — Comme pour *Sabellaria*, ce sont les spermatogonies des premières générations qui possèdent la plus grande taille, celles qui reçoivent la nourriture et chez qui le noyau s'accroît considérablement. La figure 74 représente une spermatogonie appartenant vraisemblablement à la 3e génération. Le nombre des éléments du cyste a triplé, mais la taille a déjà commencé à diminuer. L'élément chromosomique déjà très étiré est peu colorable ; grâce à cela, grâce aussi au nombre restreint des anses et à la taille relativement grande du noyau, celui-ci reste très clair. Le suc nucléaire est rebelle à l'hématoxyline. Chaque anse filamenteuse a l'allure moniliforme et irrégulière déjà décrite. Le plus souvent, deux chromoplastes siègent dans le champ polaire ; mais pour bien montrer leur caractère de contingence, j'ai choisi à dessein une spermatogonie qui n'en présentait qu'un.

Les spermatocytes I. — La dernière division des Spermatogonies fournit les Spermatocytes de premier ordre. Comme on peut voir par la comparaison des figures 74 et 76 les spermatocytes sont de plus petite taille encore. Le noyau présente deux chromoplastes volumineux en rapport comme toujours avec les courbures des anses-filles obtenues lors de la reconstitution du noyau à la télophase. Ces anses sont disposées par paires ; chaque paire siégeant dans le territoire chromosomique qui lui appartient. Ce qui ne veut pas dire que ces deux systèmes chromocentriques ne peuvent empiéter l'un sur l'autre ou se pénétrer. Au contraire, les branches des anses filamenteuses étant très longues, circulent loin de leur point d'insertion au chromocentre. Mais, chaque branche d'un septème en pénétrant dans le système voisin ne perd pas son individualité ; elle explore, pour ainsi dire, le suc nucléaire dans l'autre moitié du noyau, sans que, pour cela, sa substance devienne miscible à celle des anses qu'elle rencontre ou écarte sur son passage.

Les premiers indices de la prophase spermatocytaire I se traduisent :

1° Par la disparition des chromoplastes dans la région polaire ;

2° Par le renforcement des anses filamenteuses qui rappellent bientôt les aspects des auteurs décrits sous le nom de *filaments leptotènes.*

3° Par le rapprochement mutuel des deux anses de chaque couple mitotique de l'anaphase précédente.

Déjà, dans la région antipolaire, dans le voisinage des vestiges fusoriaux qui constituent l'idiozome, du reste fort peu apparents dans ces éléments, le rapprochement des moitiés longitudinales s'est réalisé jusqu'au contact ; peu à peu, il se propage vers le champ polaire en même temps que la plus grande partie des anastomoses latérales disparaissent (fig. 77).

Bientôt, à la place du système *rétiforme* de l'état quiescent, nous allons trouver 6 anses très nettement orientées, de façon à ce que les extrémités libres siègent du côté du vestige fusorial internucléaire. Mais, en même temps que le mouvement de rapprochement s'exécute, il se fait une lente contraction de l'ensemble des chromosomes, dont le mouvement est dirigé du champ polaire vers le champ opposé. De sorte que les anses épaisses et doubles, à la faveur de cette contraction, achèvent de se former. Leur courbure n'est plus en contact avec la membrane de la région polaire ; cette région abandonnée des chromosomes ne retient plus d'aucune façon les colorants. Les anses épaisses, dites *pachytènes*, se présentent sous la forme d'arceaux trapus, moins élevés que le noyau, et plantés dans le champ de l'antipole. De plus, en ce dernier endroit, il se fait un tassement des extrémités libres très difficile à analyser dans la majorité des cas, de la même nature que le tassement polaire des télophases et que j'ai décrit à propos des mitoses de l'épiderme de *Sabellaria*. Toutes ces particularités chromosomiques caractérisent le stade *synapsis* (fig. 78).

A la contraction synaptique, succède la détente des 6 anses pachytènes, dont les courbures remontent peu à peu, et vont s'étaler dans la région polaire, en suivant la face interne de la membrane nucléaire, de sorte que celle-ci paraît tendue par ces anses. Mais, ce n'est là qu'une apparence, car, lors de la contraction du synapsis, la membrane du noyau n'a cédé en aucun point de sa surface. Elle est équilibrée par rapport à la tension du suc nucléaire et non d'après la position des chromosomes, qui sont parfaitement indépendants d'elle à son intérieur.

Puis, les anses pachytènes qui sont, pendant un long temps, régulièrement disposées, présentent dans le champ polaire, une torsion sur elle-même qu'accompagne le rapprochement de leurs branches. Celles-ci se croisent et s'entrelacent ; en même temps, le noyau, subitement, paraît être occupé, par un nombre moins élevé de chromosomes que précédemment. Il est rare que plus de trois courbures soient visibles, à la fois, dans la même coupe optique.

Comme dans les figures 80 et 81, les chromosomes offrent des sortes de barres grossières, où, dans les cas favorables règne une mince fente, de la même nature que la fente longitudinale des chromosomes.

Voici ce qu'il s'est passé. Au lieu des 6 anses pachytènes, obtenues plus haut comme on sait, on trouve dans la cavité nucléaire trois formations chromosomiques en forme de huit de chiffre plus ou moins compliqué. Au cours du *tassement synaptique antipolaire*, les deux groupes gonomériques d'anses ont commencé à s'opposer dans le fond même de la région de l'antipode. Chaque anse de l'un des deux groupes a accolé ses extrémités à celles de l'anse qui lui est opposée ou mieux qui lui est symétrique dans l'autre groupe. Aux points de contact, les extrémités homologues se sont aplaties l'une contre l'autre, et c'est ainsi que les formations chromosomiques en huit de chiffre possèdent chacune deux barres transversales révélatrices de leur accolement bout à bout.

Plus tard, les anses pachytènes soudées 2 à 2, se détordent, et viennent finalement se disposer sous la forme d'anneaux réguliers et trapus, dans un plan perpendiculaire à celui de leur position initiale (fig. 82).

On aura reconnu du premier coup que les barres transverses que nous trouvons ici correspondent aux croix évidées à lumière losangique, des couples strepsitènes de *Sabellaria*.

Ayant suivi pas à pas la formation des anneaux, examinons-les, tels qu'ils se présentent en dernier lieu. La membrane du noyau vient de disparaître ; le suc nucléaire est maintenant répandu dans le cytoplasme dont il augmente vraisemblablement la fluidité. Les trois anneaux sont disposés côte à côte ; leurs articulations sont situées dans un plan horizontal perpendiculaire à l'axe de la mitose préparée. Chaque anneau est formé de deux dyades qui s'opposent par leurs extrémités libres rebroussées, et réalise une *tétrade* de nature toute spéciale et de durée éphémère.

Première mitose. — Déjà, dans les conditions de la figure 82, ces anneaux ont perdu la cohésion première ; les 4 articles qui les composent ont acquis une certaine indépendance. Il semble que la mitose soit sur le point de se précipiter vers une brusque fin. Mais les phénomènes ne s'arrêtent pas là.

Les anneaux disposés verticalement et parallèlement se contractent d'une façon extraordinaire. Ce mouvement est très curieux et il ne semble pas qu'il ait été jamais décrit, bien que doivent vraisemblablement le présenter tous les animaux qui possèdent des anneaux-tétrades à la métaphase de la première mitose maturative. Ainsi le mouvement d'éloignement dicentrique est précédé d'un double mouvement de tassement équatorial de sens opposé qui a pour effet de rendre la figure mitotique impossible à analyser. L'ensemble prend la forme d'un magma irrégulièrement cubique, où la présence des chromosomes se révèle seulement par quelques légères saillies de la masse chromatique (fig. 83).

Quand la mitose est enfin sur le point de s'achever, à l'ana-

phase (fig. 84), on a l'impression de deux plaques qui se décollent l'une de l'autre. Chacune renferme *trois couples* de chromosomes (fig. 85), soit 3 anses pachytènes entières et simplement raccourcies. A la télophase, le noyau se reconstitue en entraînant l'allongement des chromosomes qui tendent à reprendre l'aspect de minces filaments (fig. 86). N'oublions pas qu'ils ne sont autres que les filaments leptotènes du début de la prophase I.

Deuxième mitose. — La seconde mitose suit sans doute la première d'assez près. Après s'être allongées et amincies, les trois paires d'anses que renferme le noyau du spermatocyte de second ordre, se contractent en s'élargissant ; elles continuent de s'homogénéiser et donnent les bâtonnets recourbés et précis de la figure 88.

La seconde mitose sépare, dans chaque paire, les deux anses constituantes. Autrement dit, c'est à la métaphase II que les anses pachytènes sont enfin dissociées en leurs éléments. Ainsi, s'achève enfin la division longitudinale de la dernière télophase spermatogoniale. Trois moitiés longitudinales sont réparties à une spermatide, trois à l'autre.

Aussitôt, ces moitiés primaires, obéissant à la loi générale, au moment d'entrer dans l'état quiescent, commencent à manifester les signes de leur propre division longitudinale. Le noyau reconstitué de la spermatide contient 3 paires d'anses filamenteuses (fig. 89 et 90).

D. DANS L'OVOGÉNÈSE DE SABELLARIA

Pl. VII, VIII, IX, X, fig. 113 à 155 ; pl. XIV, fig. 224-228.

L'ovaire. — Il occupe la même position que le testicule et comme lui, il dérive de la prolifération dans le cœlome des cellules endothéliales de la paroi postérieure du dissépiment. De sorte que l'ovaire, à droite et à gauche de l'intestin, se trouve suspendu dans chaque somite à la manière d'une grappe assez

volumineuse pour occuper à maturité toute la partie du cœlome correspondante. Au-dessous de cette grappe, c'est-à-dire, à la face supérieure du dissépiment suivant, s'ouvre le pavillon vibratile du conduit vecteur. Grâce à cette sorte de trompe collectrice à pavillon très étendu et à conduit étroit, se fait la sortie des ovocytes de premier ordre détachés de la grappe ovarienne et tombés dans le cœlome.

Cette grappe est en général très fournie et possède un nombre élevé de branches ; cette disposition est en rapport avec une égale ramification du vaisseau sanguin qui la soutient.

Les ovogonies. — La multiplication des cellules endothéliales donne les ovogonies. Contrairement à ce que l'on a vu dans le testicule, les gonies de l'ovaire ne subissent pas l'accroissement remarquable des premières générations de Spermatogonies. Elles ne diffèrent pas, sous le rapport des dimensions, des cellules somatiques ordinaires et leur noyau présente le même aspect que celui de ces dernières. Le nombre des générations de gonies est certainement ici peu élevé ; il ne semble pas que les cellules péritonéales se divisent plus de deux fois chacune avant de s'accroître, c'est-à-dire avant de mériter le nom d'ovocytes I.

Un fait domine ici tous les autres. Alors que dans le testicule, les premières gonies étaient les éléments les plus volumineux de toute la grappe, dans l'ovaire les premières gonies sont de petite taille. Dans le premier cas, les cytes I sont de petites cellules sans relation avec le liquide sanguin ; dans le second, les cytes I sont fixés sur le vaisseau sanguin et, dans cette situation, deviennent énormes.

Les ovocytes I. — Leur cytoplasme entre largement en relation avec le sang, et même, il est impossible de déceler la présence d'une cloison qui ferait la séparation entre le sang et le cytoplasme ovocytaire. A l'examen histologique, on n'a que des différences de structure intime insignifiantes, quand, dans les coupes, on passe de l'un à l'autre milieu. Ainsi les

échanges qui réalisent la nutrition de la cellule, s'opèrent dans les meilleures conditions possibles. Aussi l'ovocyte I inséré au vaisseau, par un long et large pédicule, ne tarde-t-il pas à s'accroître considérablement, eu égard à la taille des ovogonies.

Celles-ci sont également en contact permanent avec le sang ; mais, tandis qu'elles réagissent en se multipliant, ce qui paraît plutôt normal, les ovocytes I se comportent différemment et atteignent des dimensions colossales, tout en étant privés du pouvoir de se diviser. Ils vont présenter ces aspects singuliers de la maturation ovulaire, qu'on rencontre aussi dans des cas avérés de dégénérescence cellulaire.

Mais, au début de son évolution, l'ovocyte I présente la même taille que les ovogonies. Pendant ce temps, son noyau est le siège de phénomènes importants et même décisifs, pour la suite de son existence, convient de décrire en détail.

Anses leptotènes. — Les anses filamenteuses, plus ou moins dédoublées, que renferme le noyau quiescent et qui représentent des moitiés longitudinales primaires, reconcentrent lentement leur substance. Elles perdent peu à peu l'aspect moniliforme qu'elles avaient revêtu en s'étirant dans la vacuole nucléaire et en émettant des bourgeons anastomotiques. Ces moitiés ont la forme d'anses orientées du champ polaire, au champ opposé, leur courbure siégeant dans la région polaire, ainsi que c'est, du reste, la règle pour toute espèce de noyau.

En même temps qu'elles se régularisent et gagnent en épaisseur, la plus grande partie des anastomoses disparaît. De plus, les anses manifestent la tendance à abandonner la région polaire où elles étalent leur portion de courbure.

Nous savons que dans les noyaux du cyte I au repos, les 8 chromosomes somatiques de *Sabellaria*, sont représentés effectivement par 16 anses moniliformes groupées selon 8 paires. Pendant la durée de l'état quiescent, les deux anses de chaque paire, peuvent s'écarter notablement l'une de l'autre et manifester une assez grande indépendance entre elles.

Mais il n'en est pas moins vrai qu'elles ne cessent pas d'occuper dans la cavité nucléaire le territoire réservé au chromosome dont elles proviennent. Elles sont donc, en quelque sorte, retenues l'une à l'autre par le lien de la communauté d'origine.

Synapsis. — A un moment donné, on voit les deux anses en train de concentrer leur substance, se rapprocher l'une de l'autre insensiblement. En même temps, comme je l'ai indiqué un peu plus haut, elles se rétractent dans la même direction ; elles paraissent être soumises à une force résidant dans la région antipolaire. Bientôt, la région polaire devient libre et n'est plus occupée que par un suc absolument rebelle aux colorants et qui semble être dépourvu de toute structure (fig. 117 et 121).

Il résulte de tout ceci la formation, aux dépens de chaque paire d'anses leptotènes, d'une anse unique et épaisse, connue sous le nom d'*anse pachytène*.

Anses pachytènes. — Bientôt toutes les anses épaisses au nombre de 8, ont atteint leur maximum de contraction ; elles sont ramenées dans la région antipolaire où leurs extrémités libres se rencontrent. Tantôt leur courbure s'arrondit largement et s'accole à la face interne de la membrane nucléaire; tantôt, le sommet de la courbure s'est rabattu dans la cavité nucléaire et il tend à se rapprocher, lui aussi, du fond de cette cavité (fig. 123).

Dans la numération, il est nécessaire de tenir compte de cette disposition, autrement l'on obtiendrait pour ces sortes d'anses un nombre double de courbures et de branches.

A ce stade, il n'est pas rare de rencontrer des anses qui présentent, très clairement indiquée, la dualité de leur formation. Les anses moniliformes qui se sont rapprochées étroitement conservent leur allure caractéristique. Des épaississements se répètent régulièrement sur toute leur longueur et ils sont disposés à un même niveau dans les deux anses du couple ; ce qui donne à l'anse pachytène également un aspect moniliforme.

La répartition des anses pachytènes dans la vacuole nucléaire est remarquable dans certains ovocytes I. Le noyau renferme alors deux groupements d'anses qui n'offrent pas la même physionomie. Au cours de la contraction synaptique, quatre anses se contractent plus rapidement que les autres (fig. 124 et 125). Il faut noter que les 4 anses plus sensibles à la contraction sont toujours groupées étroitement, tandis que les autres anses, ne sont pas encore complètement formées par rapprochement des anses leptotènes (fig. 124) ; ou bien, occupent encore toute la hauteur du noyau (fig. 125). Lorsque le noyau est vu par le champ polaire, il accuse aussi cette répartition et l'on a alors des images (fig. 128) qui rappellent les figures 8 et 9 de Morse (1909). Chez *Periplaneta americana*, cet auteur a vu, à un stadean alogue du spermatocyte I, les anses pachytènes former deux groupements opposés et égaux, dont chacun correspond à une moitié du noyau. Cette disposition serait en rapport avec l'écartement des centrosomes. « Le noyau présente un arrangement bipolaire, une partie des chromosomes en forme de boucles étant attachée à un pôle, et le reste à l'autre pôle. »

Lorsque les anses pachytènes sont toutes rétractées, la région polaire est complètement libre et ne renferme qu'un suc incolore. Je profite de cette observation pour faire remarquer à nouveau l'indépendance véritable qui existe entre la membrane nucléaire et les chromosomes. J'ai eu dans la première partie, l'occasion de traiter la nature de cette membrane. Elle appartient au cytoplasme ; elle est la limite obtenue par suite d'une condensation cytoplasmique lente autour d'une vacuole pleine de liquide, où vivent les chromosomes. On a coutume d'équipoller, dans le langage courant, les chromosomes au noyau. C'est une erreur : l'ensemble des chromosomes possède une existence propre, en dehors de celle du suc nucléaire et surtout de celle de la membrane nucléaire. Ainsi, pendant le synapsis, une partie du noyau est abandonnée des chromosomes, sans que le noyau perde sa turges-

cence, sans que sa membrane fléchisse en un seul endroit.

Nous assistons ensuite à la détente des anses pachytènes qui s'allongent et remontent peu à peu vers la région polaire où elles viennent étaler leur courbure. Elles occupent alors toute la hauteur du noyau et pendant qu'elles s'allongent, elles perdent de leur épaisseur. Même, elles commencent à se résoudre chacune en deux anses constituantes. Celles-ci ont l'aspect de deux filaments entrelacés qui s'éloignent progressivement, en provoquant la formation d'anastomoses latérales, absolument comme si l'on se trouvait à une télophase somatique (fig. 129-132).

L'état quiescent postpachytène. — La comparaison est d'autant plus légitime que le noyau va désormais entrer dans un nouveau repos, caractérisé par une véritable structure quiescente, au cours duquel il va s'accroître considérablement (fig. 133 et 134).

Le nombre des anastomoses augmente au fur et à mesure que l'importance des moitiés filamenteuses, il y a peu de temps encore rapprochées sous la forme d'anses pachytènes, diminue, et que ces moitiés deviennent de plus en plus grêles. Alors, le suc nucléaire est envahi par un système extrêmement compliqué d'anastomoses minuscules qui lui confère une structure réticulaire. En même temps, réapparaissent les deux chromoplastes, qui avaient disparu au cours des transformations synaptiques.

Les chromoplastes gonomériques. — La réapparition des deux chromoplastes n'est pas simultanée, mais l'un se forme toujours avant l'autre et chacun occupe une position latérale et correspond certainement à une moitié des anses chromosomiques du noyau. Sur la formation du chromoplaste, j'ai peu de chose à dire. J'ai constaté sa présence ou son absence selon les cas, mais je n'ai pas assisté, à proprement parler, à sa naissance. Je pense qu'il peut se produire au moment où les anses *de même origine* se disposent autour de leur chromocentre, par agglutination de ces anses en un magma d'appa-

rence homogène. Mais il n'est pas impossible non plus que la formation des chromoplastes soit plus tardive et contemporaine de la constitution du réseau des fines anastomoses qui se tisse dans le suc nucléaire. Les chromoplastes seraient dus alors, non au contact prolongé des sommets chromosomiques, mais à l'écoulement de la substance chromosomique et à son accumulation en certains endroits précis de la région polaire.

J'ai remarqué que le chromoplaste formé en second lieu reste toujours de moindre taille que le premier. Cette différence ne fera que s'accuser à mesure que l'ovocyte I va subir l'accroissement considérable qui le caractérise (fig. 140).

Les anses filamenteuses dont chacune, il est bon de le rappeler, est une moitié longitudinale primaire de chromosome, sont maintenant extrêmement allongées. Elles sont pourvues de multiples et très fines anastomoses qui établissent un réseau délicat, à peine visible, entre elles. Ainsi, la substance chromosomique occupe toute la cavité du noyau et présente une surface considérable au contact du suc nucléaire. Dans le détail, le parcours des anses est sinueux et hésitant, mais remarquablement régulier dans l'ensemble et obéissant ici aussi à l'orientation fondamentale des chromosomes dans la vacuole nucléaire.

Le pseudo-synapsis. — Peu de temps après que cet état de différenciation chromosomique a été atteint, il survient dans le noyau grandi de l'ovocyte I de *Sabellaria*, un phénomène très curieux. Une contraction intense des anses filamenteuses les ramène brusquement tout entières dans le champ polaire (fig. 135). Les courbures ont conservé leur position première ; mais les extrémités libres ont abandonné complètement la région antipolaire et se trouvent maintenant, elles aussi, dans la région polaire. En cet endroit, l'ensemble des anses chromosomiques rétractées, mais peu ou point épaissies, constitue une masse filamenteuse très serrée. Sur les bords de cette masse, on peut reconnaître la plupart des terminaisons libres, et à l'intérieur, il est possible de distinguer la présence

des deux chromoplastes qui ont conservé leur position respective.

Cette nouvelle contraction est très intéressante. Elle montre : 1° La possibilité qu'ont les anses de l'ovocyte I de se contracter aussi bien dans le champ polaire que dans le champ opposé (synapsis) ; 2° l'indépendance dont jouissent les chromosomes par rapport à la membrane nucléaire ; 3° la non-existence de spirème, puisque les extrémités libres des chromosomes sont visibles ; 4° l'instabilité toute particulière de l'ensemble des chromosomes au cours de la prophase de la première mitose maturative.

Les pseudosynapsis que je décris ici rappellent singulièrement les aspects nucléaires que J. Berghs (**1906**) a décrits à la prophase de *Spirogyra*. Surtout sa figure 9 rappelle ce que j'ai vu dans l'ovocyte I de *Sabellaria*.

Puis, les anses chromosomiques se développent à nouveau ; mais cette fois ce sont les branches qui se détendent et reprennent leur ancienne position, le mouvement étant maintenant dirigé du champ polaire au champ opposé.

Désormais, le noyau va continuer de grandir sans que de nouvelles modifications structurales importantes se présentent à son intérieur. Seulement, à mesure que cet accroissement se réalise, la substance chromosomique qui est loin de croître dans les mêmes proportions que le suc nucléaire, continue à s'étirer. Du reste, le développement du réseau des fines anastomoses est si grand que les anses filamenteuses ne sont plus visibles que sous forme de grêles lignes principales, un peu plus importantes que les tractus anastomotiques, mais si peu denses que l'hématoxyline au fer se fixe à peine sur elles. Alors, j'ai dû plus d'une fois avoir recours à l'hémalun qui donne, dans ces cas, une coloration très satisfaisante, après fixation à la liqueur Gilson-Petrunkewitsch.

Lorsque le noyau est arrivé à ce stade, on obtient dans les coupes les aspects que von Winiwarter a décrits à propos des *noyaux dictyés* et sur lesquels il est inutile de s'attarder (fig. 136).

Tous les noyaux des ovocytes I arrivent à ce degré de différenciation chromosomique, mais tous ne passent pas nécessairement par le stade *synapsis*. Il est des cas, probablement assez rares, mais certains, où les moitiés longitudinales filamenteuses se rapprochent mutuellement au début de la prophase, sans subir la contraction synaptique. Bien mieux, dans ces noyaux, le rapprochement ne va pas jusqu'à la formation d'anses pachytènes. Les moitiés sont situées parallèlement l'une à l'autre et à très peu de distance, mais elles ne concentrent que faiblement leur substance et restent à l'état de bandes moniliformes simplement régularisées. Le noyau conserve ainsi, à peu de chose près, les caractères de l'état quiescent. C'est dans ces conditions qu'il passe au stade d'accroissement (fig. 119 et 120).

Sous le nom de *synapsis abrégés*, von Winiwarter et Sainmont (1909) ont décrit des noyaux analogues dans l'ovogénèse du Chat ; mais, contrairement à ce que je pense, les deux auteurs belges croient que des noyaux, comme celui de leur figure 53, conduisent aussi à la formation d'anses pachytènes.

L'ovocyte I a la fin de la période d'accroissement. — Même après s'être accru si démesurément le noyau présente la même orientation qu'au début de la longue prophase ovocytaire. Il existe un champ polaire où se trouvent les courbures des anses et les chromoplastes, et un champ antipolaire qui contient les extrémités libres des branches. Autour de chaque chromoplaste se trouvent disposés 8 anses filamenteuses ayant la valeur de moitiés primaires ; autrement dit, de chaque chromoplaste comme centre, rayonnent 16 branches chromosomiques dont le parcours décrit un grand nombre de zigzags dans la cavité nucléaire.

Si nous faisons l'examen approfondi de ces branches, nous voyons qu'elles sont déjà dédoublées pour leur compte (fig. 143). Chaque branche apparaît, en effet, sous la forme de deux filaments très minces, plus ou moins granuleux et épineux

et qui sont enroulés l'un autour de l'autre en donnant l'impression d'une double spirale filamenteuse.

Les épines latérales des filaments sont en relation avec le tissu anastomotique, si ressemblant à ce que certains auteurs ont décrit naguère sous le nom de caryoplasme.

L'un des chromoplastes a subi une évolution particulière. Il semble grossir proportionnellement au noyau et au cytoplasme. Au moment où ce dernier se charge de granulations lécithiques, on voit ce chromoplaste s'accroître peu à peu, tandis que l'autre a conservé la taille plutôt restreinte qu'il a acquise d'emblée lors de sa formation tardive. Mais, en même temps, il perd de sa colorabilité. Il est difficile de dire si les sommets des anses sont prises à son intérieur, ou bien si celles-ci sont simplement accolées à sa surface (fig. 139).

Quoi qu'il en soit, pendant l'accroissement ovocytaire, il est manifeste qu'il est le siège de transformations chimiques d'un ordre particulier. Il ne faut pas oublier que le cytoplasme, à cette époque, est en plein travail sécrétoire et accumule dans ses mailles le lécithe ovulaire, en très grande abondance.

Puis, dans son intérieur, apparaissent plusieurs petites vacuoles renfermant, semble-t-il, un liquide hyalin qui ne retient pas l'hématoxyline, alors qu'il est violemment érythrophile. Il s'est sans doute fait un travail de ségrégation qui a séparé finalement dans la substance en train de perdre sa colorabilité, la substance érythrophile, de la substance cyanophile. Bientôt, les petites vacuoles se fusionnent, et le chromoplaste est alors transformé en un nucléole vrai, tel qu'on le décrit dans les traités.

Pendant cette dérivation de l'un des chromoplastes en nucléole, l'autre chromoplaste n'a pas changé de physionomie; il demeure une petite masse irrégulière, non différenciée, qui prend toujours avec autant d'avidité les colorants hématoxyliques.

Pendant la durée de la période d'accroissement, l'ovocyte I est demeuré fixé sur le vaisseau sanguin par un long pédicule, creux dans sa partie proximale et par où le sang se met direc-

tement en contact, avec le cytoplasme. Lorsque l'accroissement est terminé, l'ovocyte tombe dans le cœlome, où il complète sa membrane vitelline et acquiert bientôt sa forme sphérique définitive. Un grand nombre d'ovocytes I, à ce stade, s'accumulent ainsi dans chaque somite génital, attendant le moment d'être expulsés par le gonoducte segmentaire.

Je ne m'arrêterai dans ce mémoire, ni à la description de la ponte, ni à celle de tout une série de circonstances qui précèdent ou entourent la fécondation. Je réserverai aussi pour une étude ultérieure l'exposé des transformations cytoplasmiques qui accompagnent les mitoses maturatives. Bien que j'aie, d'ores et déjà, en ma possession, des préparations très démonstratives de l'apparition des fuseaux, asters, etc., je m'en tiendrai pour le moment à la façon dont se comportent les chromosomes lors de l'émission des globules polaires.

Préparation du premier globule polaire. — Dès que l'ovocyte I a quitté le liquide cœlomique où il a mûri et qu'il entre au contact de l'eau de mer, des phénomènes très importants se produisent avec rapidité. Ils ont pour premier résultat la disparition de la membrane nucléaire, ou, si l'on veut, de la limite nette de la vacuole nucléaire. Mais, en même temps que le suc nucléaire se répand dans le cytoplasme, l'ancien champ polaire du noyau est le siège de deux manifestations différentes, quoique relevant de la même cause.

1° La région cytoplasmique intercalée entre les deux chromocentres est le lieu de formation d'un fuseau, la direction de ce fuseau étant perpendiculaire à la ligne qui réunit les deux chromocentres ;

2° Les anses chromosomiques se rétractent brusquement en ramenant leurs extrémités libres dans le champ polaire.

Les figures 138 et 139 représentent deux coupes successives d'un même noyau, peu de temps après que l'ovocyte a été immergé dans l'eau de mer. La membrane nucléaire n'a pas encore entièrement disparu, mais les anses ont déjà subi la rétraction polaire. Elles sont disposées par paires, les anses

se croisant le plus souvent dans chaque paire (fig. 137). Chacune montre nettement la *subdivision chromosomique*, que j'avais décrite, au cours de la période de grand accroissement, mais qui existait déjà, quoique faiblement indiquée, dans le noyau quiescent à la suite de la dernière télophase ovogoniale.

La figure 142 est plus intéressante, elle montre les anses réparties, à droite et à gauche du fuseau en train de s'ébaucher, selon les positions des chromocentres. Au fur et à mesure que la figure fusoriale se dégage, les paires d'anses se rapprochent de l'axe du fuseau. A ce moment, le fuseau est situé assez profondément au cœur de l'ovocyte ; mais, peu à peu, il se déplace vers la surface libre, tandis que les anses continuent de se contracter et de concentrer leur substance. Elles perdent définitivement leur aspect épineux et bientôt nous les retrouvons telles qu'elles sont représentées dans la figure 144. Les anses sont ainsi disposées sous forme de dyades tout à fait caractéristiques ; de plus chaque branche, je le répète, est divisée sur toute sa longueur. Ce qui fait qu'à la fin de la prophase, deux mitoses sont déjà préparées.

Maintenant, les dyades pénètrent plus profondément dans le fuseau et l'on passe à la métaphase ; mais je me hâte de dire que l'on n'obtient jamais d'emblée une couronne équatoriale régulière. Plus d'un auteur a déjà signalé cette particularité de la métaphase à la première mitose maturative (Carnoy et Lebrun, 1899) (Hacker, 1895). Une grande hésitation semble régner autour de la figure équatoriale ; on a l'impression que des forces contraires agissent en même temps sur les chromosomes qui ne trouvent pas du premier coup leur équilibre. Les aspects des préparations n'en sont que plus difficiles à interpréter.

Au début, les dyades sont disposés à plusieurs niveaux et sans ordre apparent ; alors, le fuseau se trouve situé sur l'emplacement même du noyau. Mais, on assiste bientôt au mouvement d'ensemble de la figure mitotique qui se rapproche de la surface libre du cytoplasme.

A mesure que le fuseau se rapproche de celle-ci, il se tasse, se raccourcit et les dyades s'ordonnent plus ou moins régulièrement selon deux plans équatoriaux superposés (fig. 145).

Mais, en même temps, survient une complication inattendue, qui, si elle n'est pas reconnue à temps, peut être le point de départ d'une grosse erreur dans l'interprétation de la mitose. Les deux branches de chaque dyade se séparent l'une de l'autre, mais non pas pour participer par la suite à un mouvement d'écartement dicentrique. *Elles se séparent du même côté du plan équatorial* et restent orientées par rapport à la même extrémité fusoriale. De plus, comme chacune de ces moitiés est déjà dédoublée, grâce à la subdivision, elles se présentent à leur tour sous forme de *dyades*.

Il en résulte que, d'un côté comme de l'autre du plan équatorial, on compte à un moment donné non pas 4 dyades, mais bien 8 de ces formations chromosomiques paires. La figure 146 montre le résultat de ces transformations qui, si elles ne sont pas suivies avec une extrême attention, passent facilement inaperçues et sont cependant de la plus grande importance. Dans cette figure, nous voyons le fuseau arrivé au contact de la membrane de fécondation ; de chaque côté du plan équatorial se trouvent 8 dyades semblables à celles qui sont représentées.

Pendant que cette dissociation des dyades primaires en dyades secondaires a lieu, de part et d'autre de l'équateur, on voit les dyades secondaires d'un plan s'opposer à celle de l'autre plan par leurs extrémités libres. Il existe, en effet, en ce moment, une sorte de *tassement équatorial* qui détermine la formation, tout à fait passagère, de sortes d'anneaux constitués de deux doubles V ainsi opposés (fig. 145). L'anaphase dissipe ces associations éphémères.

La première mitose s'achève comme il est indiqué dans la figure 149, et le résultat est le suivant : Le 1er globule polaire renferme 8 paires d'anses chromosomiques représentant 4 dyades primaires, et chaque dyade primaire n'est autre

qu'une anse pachytène ramenée à ses deux éléments constituants, c'est-à-dire deux moitiés longitudinales primaires.

Autrement dit, la première mitose nous fait assister à la répartition des 8 chromosomes dédoublés que renferme le noyau de l'ovocyte I, en deux groupes de 4, qui, au delà du plan équatorial, se décomposent chacun en 8 paires d'anses chromosomiques. L'un de ces groupes sort du cytoplasme sous la forme du premier globule polaire ; l'autre demeure dans l'ovocyte I, qui, après cette sortie, mérite le nom d'ovocyte de second ordre. Ainsi ce dernier renferme encore 8 paires d'anses secondaires qui représentent 4 chromosomes somatiques (fig. 150).

Emission du second globule polaire. — Une seconde mitose survient bientôt qui décompose effectivement chacun des 4 couples de moitiés primaires. A la métaphase, les chromosomes sont rangés par paires, et il existe *deux niveaux parallèles de paires chromosomiques* (fig. 151). A l'anaphase, on trouve de chaque côté du plan équatorial quatre paires d'anses qui ont la valeur de moitiés secondaires (fig. 152 et 153). Il ne faudrait donc pas dire que le résultat de cette mitose est d'avoir réparti 8 chromosomes d'un côté, destinés au second globule polaire, et 8 chromosomes de l'autre destinés au pronucleus ♀. Le résultat de la seconde mitose est de ne laisser dans le cytoplasme de l'ovotide que 4 paires de moitiés longitudinales secondaires.

Le nombre réduit est 4.

E. DANS LA SPERMATOGÉNÈSE DE FASCIOLA

Pl. XI, fig. 156-195 ; pl. XIV, fig. 219-223.

Les spermatogonies se divisent un certain nombre de fois dans l'épaisseur de l'épithélium glandulaire du testicule (fig. 173, 174) ; puis, elles arrivent au bord de cet épithélium et là, elles grossissent légèrement. Puis, elles tombent dans la cavité tes-

ticulaire, non pas une à une, mais par tétrades, ou par octades.

Mais ces derniers éléments qui viennent de grossir ne sont plus, en réalité, des spermatogonies. Leur taille tout d'abord les distingue de celles-ci ; l'évolution particulière que va subir leur noyau les différencie définitivement. Ce sont déjà des spermatocytes de premier ordre. Au moment où ils se détachent de l'épithélium glandulaire, les noyaux méritent la description suivante :

A la taille près, qui est ici plus élevée, l'aspect des noyaux rappelle exactement celui de l'état quiescent des spermatogonies. Les chromosomes y sont représentés à l'état de longues anses filamenteuses et moniliformes orientées du champ polaire au champ opposé (fig. 164).

Lorsque la concentration de la substance chromosomique a commencé, le suc nucléaire perd sa coloration, les branches des anses se renforcent. En même temps, il apparaît de mieux en mieux qu'elles font partie de *paires* préexistant dans le noyau au repos. Plus la reconcentration s'avance et plus les anses de chaque paire se rapprochent l'une de l'autre, mais le mouvement qui les rapproche est plus rapide dans la région antipolaire (fig. 165). Déjà, les deux anses filamenteuses (leptotènes) de chaque couple y sont rapprochées de telle façon qu'il ne subsiste plus qu'une mince fente entre elles dans cette région (fig. 166). Puis ce mouvement de juxtaposition remonte vers la région polaire, où, pendant un certain temps, les courbures des anses conservent encore leur allure de filaments grêles et irréguliers. A ce stade, on rencontre encore les deux chromoplastes, ou bien un seul a persisté qui réunit les sommets de la moitié du nombre des anses nucléaires. Au fur et à mesure que le rapprochement se fait dans la région polaire, le chromoplaste commence à disparaître.

En somme, nous n'apprenons rien de nouveau maintenant ; une seule chose est à signaler, c'est que la formation des anses pachytènes a lieu ici, sans que le noyau présente la contraction synaptique (fig. 167).

Le nombre des anses pachytènes est de 10. Dix anses épaisses, où persiste très clairement une mince fente, selon toute leur longueur, se sont donc formées aux dépens de 10 paires d'anses filamenteuses dont chacune a la valeur d'une moitié primaire de chromosome somatique.

Le stade pachytène dure vraisemblablement très longtemps. Il est certain que le noyau continue d'accroître son volume pendant cette phase très curieuse de son évolution.

La fin du stade pachytène s'annonce, comme d'habitude, par l'écartement l'une de l'autre des deux anses leptotènes qui composent chaque anse épaisse. Les deux anses reprennent, mais sans redevenir aussi grêles qu'elles furent auparavant, l'aspect moniliforme caractéristique du *leptonema* (fig. 169). La substance chromosomique s'étire de nouveau avec formation de pleins et de déliés, ainsi que d'un très grand nombre de nouvelles anastomoses latérales. Les deux moitiés longitudinales libérées à nouveau reprennent un parcours assez irrégulier, s'enlacent de diverses façons (fig. 170 et 171).

L'espace qui règne entre elles représente la mince fente des anses pachytènes, laquelle n'était autre que l'écartement que nous avons vu se faire entre les moitiés préformées de la dernière télophase goniale.

Le stade ainsi décrit a été appelé stade *strepsitène,* par allusion à la torsion des chromosomes l'un autour de l'autre. C'est un terme descriptif d'un usage commode que j'emploie volontiers, mais qui ne caractérise pas exclusivement des aspects de la prophase maturative. Comme j'ai eu l'occasion de le montrer, on trouve les *couples strepsitènes* dans tous les noyaux à l'état quiescent (**1911**).

Les filaments strepsitènes des spermatocytes I de *Fasciola* offrent la même orientation que les anses pachytènes. A la fin de la prophase de la première mitose maturative la substance des chromosomes strepsitènes se rétracte vers le champ polaire. Par suite d'une contraction lente, mais continue, les extrémités libres sont ramenées dans la région polaire. Comme les sommets

des anses n'ont point bougé, le noyau offre les aspects bien connus des figures 171 et 172. Désormais, nous pouvons appeler chaque paire sous le nom de dyade. Les deux chromosomes de chaque dyade continuent de se raccourcir, en perdant peu à peu leurs aspérités et ils deviennent de plus en plus trapus.

Les auteurs ont décrit abondamment le passage de pareilles dyades à leur forme la plus contractée, je crois inutile d'insister à mon tour. Un seul fait est à retenir, c'est que ces formes chromosomiques, si massives qu'elles deviennent, représentent deux moitiés primaires accolées en forme de croix. Chaque dyade trapue représente une anse pachytène considérablement raccourcie. Leur numération se fait aisément, on en compte toujours 10 dans la cavité nucléaire, désormais rebelle aux colorants (fig. 177).

Première mitose. — Il s'agit maintenant de bien établir comment se comportent les dyades ainsi constituées à la première mitose maturative. Je ne vais pas décrire dans le détail cette mitose que j'ai pu étudier ici à loisir dans tous ses détails. Je ramènerai ses caractéristiques à quelques propositions essentielles.

1° On n'obtient pas de couronne équatoriale régulière. A peine peut-il être question de la formation d'une plaque équatoriale quelconque.

2° De bonne heure, on voit se constituer deux groupements dans l'ensemble des dyades. Tandis que cinq dyades se massent dans le plan équatorial, les cinq autres, du reste indépendantes entre elles, demeurent sur le côté et quelquefois assez loin du premier groupe. Souvent, une ou deux dyades du deuxième groupe voisinent avec l'extrémité du fuseau, alors que le premier groupe est encore dans le plan équatorial (fig. 178-181).

3° Les dyades sont plus contractées que jamais ; leur cohésion est extrême, les éléments de chacune sont littéralement agglutinés.

4° Les relations des dyades et des fibrilles du fuseau se font

de toutes les façons, en sorte que l'insertion au fuseau ne peut renseigner sur la marche de la mitose.

5° A un moment donné, on voit les dyades extrêmement contractées se répartir selon deux plans parallèles au niveau du plan équatorial. Si nous faisons la numération nous comptons 5 dyades dans chaque plan où elles se trouvent, du reste, disposées sans grand ordre (fig. 182). Les dyades sont toujours aussi trapues ; cependant, elles subissent une légère transformation ; au lieu d'être en croix comme auparavant, elles sont maintenant coudées à angle droit, et, quoique la fente de chaque dyade ne soit point discernable, on distingue qu'elles sont formées de deux branches parallèles très épaisses (fig. 183).

6° Plus les dyades à angle droit se rapprochent de leur pôle respectif, et plus elles s'allongent, mieux on reconnaît leur dualité (fig. 186).

7° En somme, les 10 dyades se sont réparties sous la forme de 2 groupes de cinq dyades, dont chacune représente une anse pachytène entière. La mitose s'est réalisée sans aucune division de chromosome ; mais dans les deux noyaux qui en résultent une moitié des chromosomes entiers n'est pas représentée.

Seconde mitose. — Arrivées au sommet du fuseau, les dyades commencent de montrer les transformations télophasiques habituelles aux chromosomes somatiques, car dans la spermatogénèse de *Fasciola*, il existe un stade quiescent véritable, entre les deux mitoses maturatives. On se reportera aux figures 185-189, pour la représentation du repos intermitosique. Chaque moitié primaire se dédouble lors de l'entrée au noyau du spermatocyte II. Ce qui fait que, dans le noyau, sont visibles, non seulement les chromosomes qui vont servir à la seconde mitose de maturation, mais encore les moitiés longitudinales destinées à la première mitose somatique d'un autre individu, lorsque la fécondation aura été opérée.

A l'issue du stade quiescent du noyau du spermatocyte II, voici ce qui se produit : les deux moitiés secondaires apparues (ou réapparues) à la télophase I, se rapprochent jusqu'à faire

disparaître la fente de la subdivision qui les sépare. La membrane nucléaire disparaît et nous avons affaire de nouveau aux 5 dyades de l'anaphase précédente (fig. 191).

Au cours de la deuxième mitose, les deux anses de chaque dyade sont séparées définitivement ; une anse s'éloigne dans une spermatide, sa jumelle dans l'autre spermatide.

Ainsi s'achève à la métaphase II, et là seulement, la séparation des moitiés longitudinales primaires de la dernière anaphase spermatogoniale.

Le tassement polaire II ne se fait que sur 5 anses ; mais par suite de la reconstitution du noyau, chaque anse libère rapidement ses deux moitiés longitudinales et, au moins, au début de son évolution, le noyau de la spermatide montre clairement qu'il renferme 10 anses filamenteuses ayant la structure habituelle aux périodes quiescentes (fig. 193-195).

Après avoir été voilées un certain temps, par compression, dans le noyau du spermatozoïde, elles reparaîtront dans le pronucleus ♂. Celui-ci renfermera 10 anses chromosomiques rapprochées deux à deux ; mais il faudra bien se garder de tabler sur ce fait pour déclarer que le nombre somatique de *Fasciola* doit être, en conséquence, 20. En réalité, les 10 anses représentent seulement 5 chromosomes somatiques.

F. — DANS L'OVOGÉNÈSE DE FASCIOLA

Pl. XIII, fig. 196-213.

Comme le testicule, l'ovaire possède une membrane d'enveloppe peu homogène qui se laisse décomposer en un grand nombre de fibrilles. Cette membrane est analogue à une basale épithéliale ordinaire dans laquelle peuvent pénétrer des noyaux appartenant au parenchyme dont les fibres spongioplasmiques viennent aussi se mélanger à cette basale. Elle est tapissée intérieurement de deux ou trois couches de petites cellules qui sont les ovogonies.

Toujours un certain nombre de celles-ci sont en mitose ; elles méritent la même description que les spermatogonies du même animal.

Les cellules dérivant de la dernière mitose ovogoniale sont les ovocytes I ; elles sont reconnaissables non seulement à leur taille qui grandit rapidement, mais aussi aux phénomènes particuliers dont leur noyau est le siège. Au fur et à mesure que les ovocytes augmentent de volume, ils se pédiculisent et pendent dans la lumière de l'ovaire. Ils demeurent longtemps en rapport avec la paroi ovarienne et jusqu'à ce que la période d'accroissement soit terminée. Alors, ils tombent avec la forme ovoïde ; puis, à mesure qu'ils descendent dans l'oviducte, ils s'arrondissent.

L'ovocyte I en pleine croissance offre un assez bel exemple de la formation des mitochondries, sous l'apparence d'une sorte de réseau cytoplasmique péri-nucléaire pourvu de travées de diverse importance et de filaments très avides de colorants (fig. 204). Ces productions ont déjà été signalées par Henneguy (1906) qui les assimile aux éléments bacilliformes décrits par Goldschmidt (1905) dans les ovocytes de *Zoogonus mirus*.

Je ne m'attarderai pas à décrire l'évolution du noyau de l'ovocyte. La prophase de l'ovocyte est ici absolument superposable à celle du spermatocyte. Je rappellerai seulement quelques stades importants.

La dernière anaphase ovogoniale comprend 10 bâtonnets déjà dédoublés dont les moitiés s'écartent à la télophase, de façon à ce que 20 anses filiformes entrent au noyau quiescent. La subdivision s'indique à peine dans ces anses disposées par paires dans la cavité nucléaire.

Au stade leptotène, on assiste à la reconcentration et au rapprochement de ces anses dans chaque paire (fig. 197). Ce qui conduit à la formation de 10 anses pachytènes (fig. 198). Parallèlement à ce rapprochement de moitiés se produit une contraction synaptique qui rapproche les courbures du champ antipolaire et raccourcit considérablement les anses (fig. 199-201).

Au stade strepsitène, les moitiés de chaque anse pachytène s'écartent l'une de l'autre, quoique en demeurant enlacées (fig. 207). Ce stade correspond à la période de grand accroissement de l'ovocyte. Les anses s'allongent considérablement et retiennent peu le colorant.

A la fin de la prophase, au contraire, les anses se raccourcissent d'une façon continue, et donnent des dyades trapues identiques à celles de la spermatogénèse (fig. 202, 203, 205 et 206).

Je n'ai jamais pu assister à l'achèvement de la mitose. Comme mes prédécesseurs Schubmann (1905) et Henneguy (1906) je n'ai pas pu voir, dans mes préparations, comment les chromosomes passent dans le premier globule polaire.

Discussion sur les mitoses maturatives

Je m'excuse de donner à cette discussion un développement aussi considérable. Il est certain qu'on trouvera plusieurs redites dans ces pages ; mais je ne pouvais guère m'exprimer autrement, sous peine de compliquer encore plus qu'elle n'est, la question si touffue du mécanisme de la réduction numérique. Rien n'est plus facile que d'y commettre à chaque pas les confusions les plus fâcheuses ; ce que n'ont pas manqué de faire du reste un trop grand nombre d'auteurs. Comme je me suis proposé, à mon tour, d'introduire un peu plus de clarté dans cette question en ramenant à l'unité les interprétations variées, je ne me suis pas trop gêné dans la rédaction. J'ai préféré me répéter que d'être insuffisamment explicite.

Je ne prétends pas passer en revue tous les travaux qui traitent du mécanisme des mitoses maturatives. Je choisirai seulement quelques mémoires où l'analyse des chromosomes a été la principale préoccupation des auteurs. Non tant du reste pour diminuer la valeur de leurs recherches et redresser leurs résultats, que pour fournir plus d'exemples de mon explication et la rendre plus accessible au contrôle.

1. Interprétation de Grégoire pour Lilium.

Plus qu'aucun autre, le groupe des Liliacées a été mis à contribution par les botanistes pour ce genre d'études ; aussi, rencontre-t-on un grand nombre de travaux cytologiques sur les mitoses polliniques de ces Monocotylédones. Je rappellerai rapidement quel était l'état de la question, lorsque Grégoire entreprit ses recherches (1899).

Les chromosomes se présentent à la fin de la prophase I, sous forme de dyades qui sont dissociées en leurs éléments à la métaphase.

Ces éléments remontent vers les pôles sous la forme de V, et c'est le mode d'acquisition de cette forme qui, en somme, sépare ces auteurs. Deux opinions sont en présence :

1° Pour Miss Sargant, la formation des V de l'anaphase s'acquiert *par recourbement progressif*, lorsque les chromosomes-filles remontent vers les pôles. A l'équateur de la seconde mitose, ils subissent une division longitudinale qui les partage en deux V-filles.

2° Pour Guignard (1899), les chromosomes-filles subissent lorsqu'ils se séparent, l'un de l'autre, une division longitudinale incomplète, et c'est par ce moyen qu'ils acquièrent la forme de V. Lors de l'achèvement de la seconde mitose, les V *se rompent à leur angle*, et fournissent ainsi les chromosomes-filles de la seconde mitose.

Comme on voit, il s'agissait pour Grégoire, de trancher le point de savoir si ces V sont dus à une courbure ou bien s'ils naissent par la division incomplète d'un bâtonnet. Je prendrai la liberté de citer l'ensemble de ses conclusions :

« 1° Le peloton se divise d'abord longitudinalement en deux moitiés entrelacées, et ensuite transversalement en 12 chromosomes isolés. Ceux-ci sont donc constitués de deux moitiés longitudinales.

2° Les chromosomes atteignent leur forme définitive non pas

grâce à un repliement sur eux-mêmes, mais en se raccourcissant et en s'épaississant à mesure.

3° Ils ne se courbent pas non plus en se plaçant au fuseau, mais ils s'attachent en un point quelconque de leur longueur, le plus souvent par un de leurs bouts.

4° Les chromosomes s'insèrent au fuseau de manière à superposer les chromosomes-filles dans le plan axial.

5° Ces derniers subissent avant la dislocation de la couronne équatoriale une nouvelle division longitudinale, déjà ébauchée à un stade antérieur. C'est ce phénomène qui leur donne la forme de V, sous laquelle ils se retirent vers les pôles.

6° Cette seconde division longitudinale s'achève souvent durant le retour polaire.

7° Les chromosomes-filles de la première cinèse conservent leur individualité dans le noyau reconstitué.

8° Ils reparaissent avec leur forme caractéristique de V au début de la seconde cinèse.

9° Ces V, sans subir de nouvelle division longitudinale, fournissent en se brisant à leur angle, les chromosomes-filles de la seconde cinèse. »

Au sujet de la constitution des chromosomes, cette description tombe d'accord avec les résultats obtenus dans *Sabellaria*, *Lanice*, *Ophryotrocha*, *Fasciola*. Mais, dès le 5e paragraphe de ces conclusions, je me sépare complètement du savant belge.

A mes yeux, *les dyades ne sont pas dissociées*, comme on le croit, *à la métaphase de la première mitose*. J'espère prouver ceci sur les figures mêmes de Grégoire

1re mitose. — Selon moi, les figures 13, 14, 15, 16, 18, ainsi que 19 *a* et 19 *d* sont en continuité ; même la figure 19 *d* doit venir directement après la figure 15, et ne représente pas, comme le pense Grégoire, une figure anaphasique.

Il faut, en effet, faire ici un certain nombre de distinctions, parce qu'il a été confondu beaucoup de formes de chromosomes qui n'étaient pas identiques. Reprenons la série de Gré-

GOIRE. Les figures 12, 13, 14, 15 se suivent très bien, et 16 *a* vient directement après elles. Mais ensuite, il faut passer aux figures 18 *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, ainsi qu'à 19 *a*.

Quant à 19 *b*, 19 *c*, c'est tout autre chose. Tandis que les premières appartiennent à la fin de la prophase et au début de la métaphase, celles-ci correspondent à la fin de la métaphase et même au début de l'anaphase, et elles n'ont pas du tout la même valeur, comme on va voir.

Il faut se rappeler ce qui se passe dans l'ovogénèse de *Sabellaria* à pareille époque. La métaphase est très compliquée : les dyades, dont chaque élément est déjà divisé, finissent par se ranger en deux plaques horizontales, où chacune se dissocie, non d'une façon dicentrique, mais d'*un même côté du plan équatorial.* S'il existe 8 *dyades primaires*, comme dans *Sabellaria*, en même temps qu'elles se répartissent en deux groupes de 4, chacune se résout en *deux dyades secondaires* du même côté du plan équatorial. De plus, les deux plaques horizontales renfermant chacune 8 dyades secondaires, à la fin de la métaphase, se rapprochent l'une de l'autre jusqu'à accolement des extrémités libres des chromosomes d'une plaque avec celles des chromosomes de la plaque opposée. Alors, on a la production de sortes d'anneaux, *par opposition passagère* de dyades secondaires en forme de V doubles. D'où les figures 19 *b* et 19 *c* de GRÉGOIRE. Pour la figure 17, elle représente des dyades secondaires qui ont été dessinées incomplètement ou qui, ayant subi une contraction plus énergique, ont eu leurs branches violemment rapprochées, jusqu'à disparition de la fente longitudinale.

Quant à la figure 19 *d*, elle est, au contraire, de la fin de la prophase, et doit être intercalée après la figure 15. Comment GRÉGOIRE peut-il penser que ces deux énormes dyades sont « certainement deux chromosomes-filles, dérivés du même chromosome-mère », c'est-à-dire d'une dyade primaire ? Comment n'est-il pas arrêté par la ressemblance frappante de ces *éléments entrelacés* avec ceux des dyades des figures 13 et 14

de la même planche ? Mieux que toute autre, la figure 19 *d* montre combien est insuffisante l'interprétation de Grégoire pour de semblables métaphases.

Les *V caudés* de Grégoire ne sont certainement pas équivalents à une dyade dont chaque élément est en train de subir une division longitudinale. Ce sont *deux dyades secondaires* rapprochées et comme écrasées l'une sur l'autre, et qui ne dérivent pas de la même *dyade primaire*. Ils représentent, non des chromosomes jumeaux en train de s'écarter en se clivant, mais *des chromosomes homologues clivés que les mouvements cytoplasmiques ont rapprochés transitoirement*, et qui, du reste, ne tardent pas à s'éloigner l'un de l'autre définitivement. J'en dirai autant des figures analogues de Strasburger et de Mottier.

2e mitose. — La façon dont Grégoire représente les chromosomes de l'anaphase I, qui sont les mêmes que ceux de la prophase II, ne me semble pas non plus exacte. Il les interprète comme s'ils étaient deux bâtonnets rectilignes encore soudés à leur extrémité polaire ; le résultat de la seconde mitose serait de briser les sortes de V à leur angle.

Dans la réalité, au contraire, les chromosomes de la seconde mitose sont aussi des V doubles, des croix pourvues de 4 branches à peu près égales. Je considère les chromosomes des figures 38, 39, 40, comme incomplètement représentés. A moins que, chez le Lys, les chromosomes se déforment en remontant vers les pôles ; l'une des branches des V se raccourcissant considérablement par rapport à l'autre.

Mais il y a plus. La seconde mitose n'a pas pour résultat de distribuer aux pôles des chromosomes simples. Les chromosomes remontent à l'anaphase sous la forme de *paires*. Autrement dit, *la seconde mitose répartit de part et d'autre du plan équatorial un nombre égal de dyades secondaires.*

Il me semble bien que dans les figures 38, 39 et 40 de Grégoire, l'existence de ces dyades est suffisamment indiquée. Le critère de l'insertion des chromosomes au fuseau, dans la

plaque équatoriale, n'aurait-il aucune valeur, et serait-il cause des erreurs commises dans l'interprétation des mitoses polliniques de *Lilium ?*

2. Interprétation de Janssens chez Batrachoseps ♂.

En apparence, la question des mitoses maturatives est chez les Batraciens, beaucoup plus avancée que dans les autres groupes animaux. Les chromosomes sont, en général, de très grande taille, et, au moment de la première mitose plus aisément déchiffrables qu'ailleurs. Aussi trouve-t-on dans la littérature cytologique de nombreuses et belles figures des noyaux à la période de maturation. Cependant, si on regarde d'un peu plus près, on s'aperçoit que l'interprétation qui a été donnée de ces belles figures ne possède pas encore le degré de clarté exigible.

D'ailleurs, tous les auteurs qui ont étudié les Batraciens à cet égard, partent du nombre 24 comme nombre somatique. De plus, ils possèdent sur le moment et sur la nature du dédoublement chromosomique en général, des idées insuffisantes, sinon erronées. Il est intéressant de reprendre l'étude des mitoses maturatives, en tenant compte des notions que j'ai introduites récemment et où m'ont conduit des observations minutieuses sur les Annélides et les Trématodes.

Parmi les travailleurs actuels, Janssens est peut-être celui qui apporte le plus de sincérité dans la figuration des phénomènes, et qui a accumulé le plus de matériaux en vue du solutionnement du problème réductionnel. Surtout la série du *Batrachoseps* ♂, répartie en trois mémoires (**1903**, **1905**, **1909**) est l'une des plus remarquables en ce genre de recherches. Mais, si toutes les figures témoignent d'une véritable perfection cytologique, je ne crois pas que l'interprétation qui en a été fournie soit absolument adéquate. Sur les planches mêmes de Janssens, je vais essayer de dégager ce qui me paraît correspondre à la réalité.

Tout d'abord, je dois rappeler brièvement la description du savant zoologiste. Dans les grandes lignes, elle ne diffère pas de celles qui ont été données par les autres défenseurs de la conjugaison des chromosomes.

DESCRIPTION DE JANSSENS. — Il y a persistance de l'individualité des chromosomes pendant le stade de repos consécutif à la dernière mitose spermatogoniale. Dans le noyau au repos apparaissent des filaments minces qui subissent bientôt un commencement d'orientation vers le côté du noyau où se trouve la sphère. C'est ce que l'auteur appelle l'indication du BOUQUET GRÊLE OU LEPTOTÈNE.

Puis, ces filaments s'épaississent du côté de la spère, tandis que de l'autre côté, ou pôle distal, on continue à observer des filaments minces. C'est le stade de *bouquet amphitène.* Il est extrêmement probable que les filaments leptotènes sont autant de chromosomes somatiques ; ils représentent les chromosomes des télophases des dernières mitoses goniales.

Déjà, à la fin du bouquet leptotène, on trouve des noyaux dans lesquels les parties proximales des anses sont très souvent associées deux à deux, sans qu'il y ait cependant de soudures à observer. C'est à partir de ce moment que se réalise la conjugaison parallèle. L'accolement commence au pôle proximal du noyau et monte lentement jusque dans la région distale. Le résultat de l'accolement est la formation d'anses épaisses dites *pachytènes* qui conduit au stade du *bouquet parfait* ou bouquet épais. Chaque anse épaisse résulte donc de l'accolement de deux chromosomes spermatogoniaux.

Pendant ce stade, les anses affectent successivement deux orientations différentes par rapport à la sphère :

1° Les anses du bouquet ont leurs extrémités libres tournées vers la sphère : *bouquet orienté.*

2° Le noyau subit une déviation par rapport à la sphère, et les anses occupent bientôt une situation qui est à angle droit avec celle du bouquet orienté : BOUQUET TRANSVERSE.

Puis, le bouquet se déforme : les anses se clivent longitudina-

lement, et leurs moitiés longitudinales se séparent complètement, tout en constituant des paires bien indiquées. Dans cette situation, elles se raccourcissent peu à peu et se rapprochent de la sphère. Elles constituent des dyades hétérotypiques dont chacune représente deux chromosomes différents des mitoses somatiques.

Alors, a lieu la mise au fuseau de la première mitose de maturation, au cours de laquelle les dyades sont dissociées en leurs éléments. « Il est donc très probable que les deux spermatocytes II reçoivent chacun 12 chromosomes des dernières cinèses spermatogoniales. » (Janssens).

Le mécanisme de la première mitose avait déjà été minutieusement étudié par Janssens dans son mémoire de **1903**. Il admettait alors qu'elle sépare purement et simplement les branches de chaque dyade. En **1909**, il revient sur la question de la valeur des chromosomes de la première mitose. Sous le titre : « *Théorie de la Chiasmatypie* », il donne une nouvelle interprétation des mitoses de maturation. Le mémoire est très curieux, quoique assez obscur. Il a surtout le mérite de montrer qu'aucun des schémas proposés jusqu'à ce jour n'est entièrement satisfaisant.

Janssens nous fait voir plus profondément que les autres critiques du schéma proposé par Grégoire, le malaise qui règne actuellement autour de la première mitose, au sein même des partisans de la conjugaison parallèle. Ainsi, je ne puis qu'applaudir à la remarque suivante : « Nous avons pu trouver dans nos préparations et dans les figures des auteurs certaines indications qui nous font penser que les dyades n'ont souvent pas été assez scrutées et qu'elles recèlent encore des secrets ». — Malheureusement, l'idée directrice de ce travail extrêmement poussé, me paraît à la fois inutile et dangereuse.

Sa thèse nouvelle se ramène à ceci : 1° La première mitose ne comporte pas un clivage équationnel des V à l'anaphase ; 2° « Il faut admettre qu'aux anaphases d'une même dyade

les filaments rétracteurs de la première cinèse de maturation entraînent aux pôles *des segments de chromosomes entiers* et, d'autre part, des *filaments provenant de chromosomes clivés longitudinalement à l'équateur.* »

Ces conclusions sont extrêmement compliquées. Je pense qu'il ne faut pas tomber dans l'excès analytique, ni saisir la question des chromosomes par ses plus minimes détails morphologiques.

Nouvelle interprétation du Batrachoseps ♂, d'après les figures du professeur Janssens.

1. Les 24 filaments leptotènes que présente le noyau du spermatocyte I au début de la prophase sont des moitiés longitudinales de chromosomes somatiques. Ceux-ci étaient déjà divisés lors de la dernière télophase goniale et persistaient, dans ces conditions, à travers le dernier repos gonial.

2. Au cours de l'*anamitose*, les 24 moitiés se rapprochent graduellement jusqu'à la formation de 12 anses pachytènes orientées normalement, c'est-à-dire avec la courbure dans le champ polaire et les extrémités libres dans le champ opposé (pôle proximal).

3. Les 12 anses pachytènes s'allongent, et *la fente longitudinale* qui était réduite à une simple indication dans les anses pachytènes, s'élargit au point que les moitiés se séparent presque complètement l'une de l'autre, tout en continuant de constituer des paires bien distinctes à l'intérieur du noyau.

4. En même temps, le noyau commence à être le siège de mouvements particuliers qui se traduisent d'abord par la désorientation des anses pachytènes ramenées à leurs éléments constitutifs.

5. La désorientation est le prélude du phénomène suivant, dont l'importance est capitale. Chaque anse pachytène, à l'état d'anse dédoublée, s'accouple avec son homologue, dans le fond de la région proximale ou antipolaire, par ses extré-

mités. Le noyau est alors occupé, non plus par 12 anses pachytènes, mais par 6 couples d'anses pachytènes.

6. Ces couples se contractent et se raccourcissent. La fente, très large encore, de chaque anse pachytène, se rétrécit progressivement et bientôt a lieu la mise au fuseau.

7. Les couples épais et trapus sont alors disposés selon le grand axe fusorial, et ils affectent la forme d'anneaux grossiers, chez lesquels il est facile de reconnaître les segments constituants. La première mitose sépare les demi-anneaux qui représentent chacun une anse pachytène. Or, nous savons qu'une anse pachytène correspond à un chromosome somatique, dédoublé longitudinalement il y a longtemps, mais dont la division ne peut s'achever à l'intérieur du spermatocyte I.

8. De la sorte, six anses doubles se trouvent à l'anaphase de part et d'autre du plan équatorial. Le nombre réduit de *Batrachoseps* est de 6.

9. Une complication secondaire, peu importante en soi, mais qui peut égarer les observateurs soucieux de dénombrer exactement les chromosomes, peut surgir dès la métaphase I. Les moitiés longitudinales de chaque anse pachytène en train de remonter, peuvent se séparer nettement l'une de l'autre, et se diviser longitudinalement à leur tour. Cela n'est surprenant qu'en apparence.

En effet, pendant la prophase, les moitiés des dyades peuvent présenter déjà, pour leur compte, les signes d'une autre division longitudinale, soit d'une *subdivision*. Elle a été signalée par certains auteurs sous le nom de *seconde division longitudinale*, dans des cas identiques. Mais elle ne caractérise pas seulement la première mitose maturative. J'ai montré récemment (**1911**) qu'on la rencontre dans toutes les mitoses somatiques, et chez *Salamandra* et *Allium cepa* entre autres, qu'elle fonctionne à la métaphase, concurremment à la division proprement dite. Tandis que la *division* opère l'éloignement dicentrique des chromosomes à cette époque, la *subdivision*,

ou seconde division longitudinale, double le nombre des anses de part et d'autre du plan équatorial.

Dans la figure 14 du mémoire de **1903**, Janssens représente 12 anses doubles, en forme de croix à la télophase 1. Bien que je n'en puisse nullement fournir la preuve matérielle, le suis convaincu que ces 12 croix sont dues à l'efficacité de la seconde division, à la fin de la métaphase ou au début de l'anaphase. Dans les figures 4 et 5, Janssens décrit la constitution intime des dyades peu de temps avant leur raccourcissement ; elles sont creusées irrégulièrement, comme si elles s'étaient alvéolisées. J'ai montré dans la première partie de ce mémoire que la prétendue alvéclisation chromosomique est toujours l'indice d'une division longitudinale, celle-ci se réalisant de façon à fournir une double spirale filamenteuse aux dépens de chaque chromosome. Donc, avant la mise au fuseau, les moitiés des anses pachytènes sont déjà divisées, et il ne serait pas étonnant que cette division se réalisât ici dès le début de l'anaphase.

Si Janssens avait fait la numération des anneaux, tels que ceux représentés dans les figures 10 et 11 du travail de **1903**, il serait bien plus facile aujourd'hui d'établir le mécanisme de la première mitose chez ce Batracien. De deux choses l'une, en effet : ou bien on trouve 12 de ces figures, ou bien il y en a 6 seulement. Mon opinion est que l'on ne doit en compter que 6, car elles résultent chacune selon moi de l'accouplement de deux anses pachytènes.

En résumé, d'après Janssens, la première mitose sépare, dans chaque anse pachytène, les moitiés longitudinales préformées, dont chacune a la valeur d'un chromosome somatique.

J'ai montré, au contraire, qu'elle sépare une anse pachytène entière d'une autre anse pachytène entière.

Pour Janssens, chaque élément de la dyade montre à la fin de la prophase I une fente longitudinale qui s'agrandit à l'anaphase I et qui n'est autre que la division longitudinale destinée à s'achever à la métaphase II. Pour moi, cette fente n'est pas

destinée à la seconde mitose. La première mitose se fait sans intervention de division longitudinale de chromosomes. La fente que renferme les anses pachytènes n'est pas l'indice d'une division devant s'achever à la première mitose ; les moitiés des anses pachytènes ne sont dissociées définitivement qu'à la métaphase II.

Pour Janssens, les figures 9, 10, 11, 13, et 14 du mémoire de **1909** représentent une seule anse pachytène dédoublée et subdivisée. Pour moi, au contraire, ces figures représentent deux anses pachytènes accouplées par leurs extrémités. Même la figure 13 montre la croix évidée, si caractéristique, que j'ai décrite à propos de *Sabellaria* ♂.

Il existe dans la prophase I un stade très intéressant qui a échappé à la sagacité de Janssens. Entre le stade de la figure 60 et celui de la figure 64 (mémoire de 1905), il s'est passé quelque chose. Les moitiés longitudinales des anses pachytènes déjà accouplées (ou opposées) se sont rapprochées en se contractant fortement. Il en résulte que la fente des anses pachytènes a presque complètement disparu ; c'est elle que nous retrouvons dans les figures 9, 10, 11 et 13 (**1909**) sous forme d'une faible indication et que Janssens a prise pous la *seconde division*. Les auteurs en général, ont confondu ce vestige d'une fente ancienne avec l'ébauche d'une autre.

Telles sont à propos de *Batrachoseps* ♂, les différences qui existent entre l'interprétation de Janssens et celle que je propose aujourd'hui. Je le répète, la façon la plus rapide d'arriver à la certitude serait de bien faire le relevé du nombre des anneaux à la métaphase ou, si cela est impossible, celui des couples d'anses pachytènes à la fin de la prophase. Il faut souhaiter que dans l'intérêt de la science, Janssens lui-même, entreprenne de revoir ses préparations à cet égard.

Cas des Tritons ♂. — D'après les figures données par Janssens (**1901**), il semble bien que l'on n'a pas ici d'accouplement des anses pachytènes, comme chez *Sabellaria* ♂ et peut être *Batrachoseps* ♂. Chaque anse pachytène, sous la forme

d'une dyade tordue, se place au fuseau d'une façon indépendante.

A ce point de vue, les figures de Janssens correspondent de près à celles que Grégoire (1899) a données pour le Lys. Chaque dyade subit pendant la métaphase une dissociation incomplète qui lui confère une physionomie assez variable. Les deux branches peuvent acquérir chacune la forme d'un V et s'opposer l'une à l'autre dans une certaine mesure ; on obtient ainsi des sortes de petits anneaux simples et trapus qui ont trompé la généralité des auteurs. Ceux-ci ont cru que, dans ces conditions, les dyades devaient nécessairement se démembrer à la métaphase I. Des figures comme 13 *l* de Janssens (1901) ne montrent-elles pas le fait à peu près accompli ?

J'ai étudié des formes voisines dans la première mitose de l'ovocyte de *Sabellaria*. Après un examen minutieux et plus d'une fois repris, je suis arrivé à la conclusion que les changements de forme qui affectent les dyades à ce moment ne sont pas en rapport avec la séparation de leurs branches. Ils résultent simplement des mouvements des chromosomes et de la résistance qu'ils rencontrent dans le cytoplasme. Tout au plus, ces formes de dyades témoignent-elles de l'incertitude qui doit régner, au moins un moment, sur cette métaphase I.

3. Interprétation de Carnoy et Lebrun dans les Tritons ♀.

Le nombre des chromosomes de la première mitose est 12. Chacun est une dyade dont les éléments montrent à la fin de la prophase une division longitudinale qui, du reste, disparaît de bonne heure. L'anaphase séparerait les éléments de la dyade chez lesquels la fente longitudinale voilée reparaît. En sorte que l'anaphase comporte, non 12 anses simples, mais 12 paires d'anses. Ces 12 paires sont portées au fuseau de la mitose II ; le second globule polaire reçoit 12 chromosomes et il en reste 12 dans l'ovotide. Le nombre réduit est 12.

Enoncés de cette façon, les résultats paraissent avoir été

obtenus facilement. Il s'en faut cependant qu'il en ait été ainsi. Le texte de Carnoy et Lebrun (1899) témoigne, au contraire, des grandes difficultés qu'ils ont rencontrées dans leur analyse.

Dans ce mémoire, ils décrivent très longuement « la multiplicité des couronnes équatoriales », et il est manifeste qu'ils ont éprouvé beaucoup de peine à rattacher tous les aspects métaphasiques les uns aux autres, puis à les relier à ceux de l'anaphase. L'insuffisance de l'explication qui implique la séparation dicentrique des éléments de la dyade à la métaphase I, apparaît ici clairement.

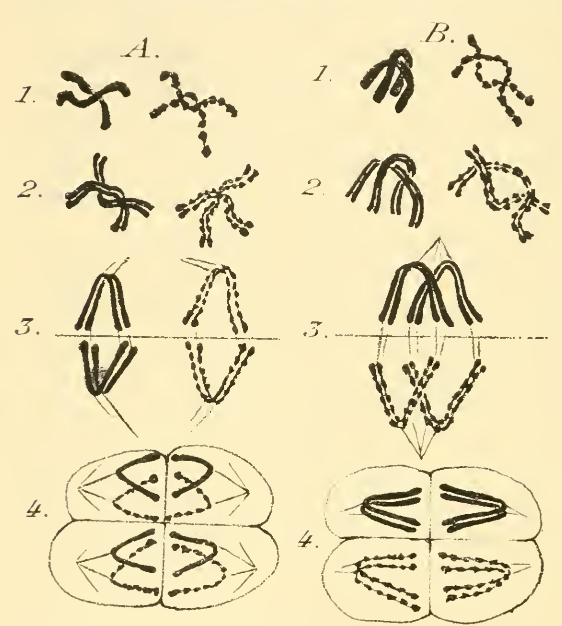


Fig. I. L'Hétérotypie chez les Tritons ♀.
A. D'après Carnoy et Lebrun; *B*. Nouvelle interprétation.
1. Dyades hétérotypiques. 2, Dyades subdivisées. 3, Anaphase I. 4, Anaphase II.

L'année suivante, dans leur travail « *La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens* » (1900), voici ce qu'ils disent à propos de la mitose I dans l'ovocyte de *Bufo vulgaris :* « La figure 58 réalise la couronne équatoriale à bâtonnets réguliers distribués sur le pourtour du fuseau; seulement les ouvertures des V ne sont pas régulièrement tournées vers l'extérieur du fuseau et leur coude vers le centre; les chromosomes paraissent plutôt se mouvoir en tous sens.

« Nous ne connaissons rien de ce qui se passe à l'équateur

à partir de ce moment ; les bâtonnets se divisent-ils longitudinalement, ou bien ne se divisent-ils pas du tout ? Nous n'avons pas jusqu'ici rencontré de figures qui pourraient nous renseigner sur les phénomènes qui s'accomplissent avant le retour vers les pôles. Mais, si nous considérons les figures qui suivent le retour des chromosomes vers les pôles et le nombre des bâtonnets qui restent dans l'œuf après l'expulsion du premier globule polaire, nous aurions de bonnes raisons de croire qu'il ne s'opère aucune division, mais que la moitié du nombre des bâtonnets de la couronne équatoriale est expulsée dans le globule polaire, tandis que les bâtonnets restant dans l'œuf fourniraient les chromosomes de la seconde figure. » J'ajoute que les chromosomes dont CARNOY et LEBRUN croient qu'ils se répartissent moitié vers un pôle, moitié vers l'autre, sont des dyades typiques, en forme d'*oiselets* comme chez les Tritons ♀.

Cet extrait des auteurs belges est très intéressant, parce qu'ils ont eu l'intuition de ce que je crois être applicable à la généralité des espèces animales et végétales, à savoir :

1° Il ne s'opère à la métaphase I aucune dissociation dicentrique des dyades ;

2° La moitié du nombre des dyades est expulsée dans le premier globule polaire.

Apparemment, les phénomènes sont bien plus compliqués dans l'ovogénèse des Tritons, mais le mécanisme ne diffère pas au fond. Je ne veux pas insister exagérément sur ces travaux excellents pour l'époque, mais qui auraient besoin d'être repris. Je me contenterai d'indiquer de quelle façon, il faudrait interpréter les figures de CARNOY et LEBRUN pour satisfaire aux notions nouvelles.

Le nombre des chromosomes qui se placent au fuseau I, est le nombre normal somatique, 12. Ce sont des anses pachytènes raccourcies, dont les moitiés longitudinales montrent la subdivision.

Très contractées au début de la formation de la plaque équatoriale, elles subissent un commencement de détente qui

a pour résultat leur dissociation. Jusqu'à ce stade, elles sont disposées sans ordre apparent, elles tendent alors à se disposer en deux plans superposés ; et, en même temps, chacune se résout en deux paires d'anses du même côté du plan équatorial. De sorte qu'à l'anaphase, on a deux lots de 12 paires d'anses. Chaque lot comprend 6 dyades primaires qui, en se décomposant, fournissent 12 dyades secondaires.

Il reste 12 dyades secondaires dans l'ovocyte après l'expulsion du premier globule polaire, soit 6 dyades primaires, c'est-à-dire le nombre réduit. La mitose II éloigne 6 dyades secondaires dans le deuxième globule polaire. Il en reste 6 dans l'ovotide ; bien qu'il existe en réalité 12 chromosomes plus ou moins rapprochés dans chaque paire, le nombre réduit n'en est pas moins 6. On s'en aperçoit mieux lorsqu'on a affaire à des espèces à petits chromosomes ; alors, les chromosomes sont très rapprochés et la numération, au moins à cet égard, est plus facile, plus certaine aussi.

4. Interprétation de Vejdowsky et de Bonnevie.

Vejdowsky pense pouvoir affirmer en toute certitude qu'il se produit une véritable conjugaison parallèle des chromosomes, en rapport avec une fusion complète de la substance des éléments appariés. Les chromosomes au sortir du fusionnement pachytène ne sont plus les mêmes que ceux que les cytes avaient reçu des gonies. Or, pendant le stade pachytène, le nombre des chromosomes tombe à $\frac{n}{2}$. Ce nombre réduit persiste jusqu'à la fin des phénomènes de maturation, les mitoses maturatives étant toutes deux équationnelles.

Cette opinion est aussi celle de Bonnevie. Les deux auteurs présentent ceci de remarquable, c'est que, tout en démontrant l'existence d'un appariement chromosomique au début de l'évolution spermatocytaire, fait que Meves se refuse encore à admettre, ils pensent, comme le cytologue alle-

mand, que les deux mitoses maturatives sont équationnelles.

La *Nereis limbata* présente d'après Bonnevie (1908[2]) 14 chromosomes à la fin de la prophase I. Si j'ai bien compris sa pensée, ces dyades se dissocient en leurs éléments à la métaphase I. Comme les éléments des dyades étaient divisés, les chromosomes anaphasiques sont par paires. Ces paires sont dissociées en leurs éléments à la métaphase II.

Le matériel étudié par Bonnevie se rapproche beaucoup de celui des Tritons ♂, au moins, si je m'en rapporte aux figures de Janssens (1901). En examinant les dessins de Bonnevie, je ne suis nullement convaincu que les dyades sont dissociées à l'anaphase I ; je ne vois même pas du tout comment l'auteur peut passer de la figure 11 à la figure 12. Je pense que les dyades remontent entières vers les pôles, en changeant de forme selon les degrés de l'ascension. Pendant qu'elles s'éloignent du plan équatorial, elles se résolvent chacune en deux dyades secondaires. En somme, tout s'explique ici comme chez *Sabellaria* ♀ ; la complication apparente des formes à la fin de la prophase I ne doit pas nous arrêter.

5. Les divisions de maturation dans l'œuf d'*Aplysia punctata* d'après Janssens (1904).

Ce matériel est absolument identique à celui de la *Nereis limbata* étudié par Bonnevie et provoque les mêmes remarques. Les figures 4, 5 et 6 représentent des chromosomes de la fin de la prophase, ou au début seulement de la métaphase. Les chromosomes des figures 5 et 6 sont des dyades dont les branches dédoublées ne sont nullement destinées à s'opposer dicentriquement à la première mitose.

Plus tard, elles se séparent, mais du même côté du plan équatorial pour une dyade donnée. Alors survient un mouvement qui marque la fin de la métaphase et qui rapproche les deux couronnes l'une de l'autre. C'est au cours de ce mouvement qu'on obtient les figures 7 et 8. On a alors opposition de deux

moitiés primaires dédoublées appartenant à deux dyades différentes et homologues.

La figure 9 de JANSSENS représente l'anaphase. A chaque pôle, nous voyons deux paires d'anses entièrement représentées, qui correspondent à une seule et unique dyade, soit une anse pachytène.

A la métaphase de la seconde mitose, ces paires d'anses se comportent comme un seul chromosome non dédoublé. Ainsi dans la figure 14 de cet auteur, bien que la position des paires de chromosomes à l'équateur semble forcer l'observateur à admettre qu'elles seront dissociées en cet endroit, elles gardent, au contraire, leur nature d'anses dédoublées, à travers toute l'anaphase. La figure de tassement polaire II comprend des couples d'anses, non des anses simples.

Ce qui revient à dire que la *subdivision* apparue dans les chromosomes de la mitose I ne sera achevée qu'à la métaphase de la première mitose somatique consécutive à la fécondation.

6. Interprétation de Matschek chez les Copépodes ♀ (1909).

A la fin de la prophase I. les chromosomes se présentent sous la forme de tétrades comportant une fente longitudinale et une fente transversale. La fente transversale ne joue aucun rôle dans la maturation ; donc, ces tétrades apparentes sont, en réalité, identiques aux dyades décrites ailleurs. A la métaphase, une semblable tétrade se trouve d'un côté du plan équatorial, une autre tétrade de l'autre côté, et exactement superposée. C'est ce que l'auteur appelle une *figure bisériale ;* le nombre des figures bisériales représente le nombre réduit. A l'anaphase, la figure bisériale disparaît par suite de l'éloignement des deux tétrades l'une de l'autre.

Cette description est très intéressante. Malheureusement MATSCHECK (1909) n'est pas fixé sur l'origine de ses tétrades. Si, comme la chose paraît évidente, chaque tétrade représente une anse pachytène, c'est la confirmation de mon idée sur le

mécanisme de la mitose I. La *figure bisériale* de Matschek ne serait autre que le couple d'anses pachytènes que j'ai décrit chez *Sabellaria* ♂.

Grégoire (**1910**) voit au contraire, dans la figure bisériale, une anse pachytène unique, dont les moitiés sont sur le point de se séparer.

7. Cas du **Zoogonus mirus** Lss.

Le cas du *Zoogonus* est très intéressant pour plusieurs raisons. D'abord, parce que Goldschmidt, le premier auteur qui ait entrepris chez cet animal l'étude des mitoses maturatives, a cru y reconnaître un mode tout particulier de réduction numérique, qu'il désigna sous le nom de *Primärtypus*. Ensuite, parce que les deux auteurs qui sont venus après lui, bien qu'ayant fait leurs observations sur les préparations mêmes qui ont servi à Goldschmidt, et bien que tous deux défenseurs de la théorie de la conjugaison parallèle des chromosomes, sont arrivés à des résultats entièrement différents, non seulement vis-à-vis de Goldschmidt, mais encore l'un par rapport à l'autre.

Goldschmidt, en **1905**, établit pour la première fois le nombre somatique de *Zoogonus ;* il compte 10 chromosomes. A la métaphase de la première mitose, les 10 chromosomes subissent la division longitudinale *comme dans une division somatique*, et le premier globule polaire reçoit 10 chromosomes. A la métaphase de la deuxième mitose, les 10 chromosomes restés dans l'ovocyte de second ordre se séparent en deux groupes : cinq vont au deuxième globule polaire, cinq demeurent dans l'ovotide.

A. et K. E. Schreiner, en **1908**, donnent la description suivante : la métaphase de la première mitose comporte 12 chromosomes, mais ces 12 chromosomes sont bivalents et résultent de la conjugaison parallèle de 24 chromosomes somatiques monovalents. Le nombre 12 doit être considéré comme représentant le nombre réduit.

Enfin, en 1909, GRÉGOIRE, toujours d'après les préparations de GOLDSCHMIDT, arrête le nombre somatique à 12. Au cours de la prophase de la première mitose se réalise la conjugaison parallèle en 6 dyades *ou gemini. La première mitose dissocie en leurs éléments constituants les* 6 *gemini ;* et, à la seconde mitose, les éléments eux-mêmes se dédoublent comme dans une mitose ordinaire.

Je n'ai pas eu entre les mains de préparations de *Zoogonus*. Mais cet objet a été étudié si minutieusement, et les moindres aspects des phénomènes ont été discutés de si près, que j'ai pu me passer de l'observation directe. Les dessins qui accompagnent les Mémoires des auteurs précédents m'ont seuls servi.

Avec GRÉGOIRE, je pense que la métaphase somatique de *Zoogonus* comporte réellement 12 anses chromosomiques. Mais comme j'ai montré que le nombre des anses de la fin de la prophase est double du nombre somatique, ce dernier doit être 6 et non pas 12. A la dernière anaphase goniale, on a donc 6 chromosomes, ou 6 paires de chromosomes, qui entrent dans la reconstitution télophasique du noyau. Les 12 moitiés obtenues, dès cette époque, grâce à l'anticipation de la division longitudinale, persistent pendant toute la durée du dernier repos gonial en dessinant 6 paires de filaments minces qui ne cessent jamais complètement d'être parallèles l'un à l'autre dans chaque paire.

A la prophase qui suit immédiatement et qui est celle du cyte I, la substance chromosomique se concentre. Le parallélisme redevient plus évident dans chaque paire qui existait déjà à la télophase précédente, et détermine alors les aspects qui ont servi à édifier la théorie de la copulation latérale.

Les chromosomes jumeaux se rapprochent insensiblement en s'épaississant, et le rapprochement peut aller jusqu'au contact. Mais ils demeurent toujours séparés l'un de l'autre par une mince fente qui représente la division longitudinale déjà visible à la télophase précédente. Les 6 paires se raccourcissent et affectent bientôt l'aspect classique des dyades maturatives.

Ces 6 dyades, où la division longitudinale est *suspendue*, prennent part à la première mitose de la façon suivante : contrairement à l'opinion des observateurs du *Zoogonus*, *elles ne sont pas dissociées en leurs éléments ;* elles sont réparties tout entières en deux groupes anaphasiques de 3 dyades.

Pendant qu'elles s'éloigent du plan équatorial, les deux chromosomes qui les constituent et qui sont les moitiés longitudinales primaires d'un même chromosome somatique, se séparent l'un de l'autre. De plus, au moins dans l'ovogénèse, chaque chromosome de la dyade, c'est-à-dire chaque moitié primaire, subit en même temps le dédoublement longitudinal à ce moment. En sorte que, chaque dyade, en se décomposant, fournit 2 paires d'anses chromosomiques, soit de moitiés secondaires. Et l'on compte ainsi 12 chromosomes dans les ovocytes de second ordre. Mais il ne faut pas s'y tromper : *on n'a toujours affaire qu'à trois chromosomes somatiques.* Seulement, ces trois chromosomes ont subi une double division longitudinale ; et la première est sur le point de s'achever. C'est, en effet, ce qui arrive à la métaphase de la seconde mitose, qui sépare définitivement les chromosomes jumeaux de chaque dyade. Comme ils sont tous dédoublés déjà, l'anaphase de cette mitose comporte *trois paires d'éléments chromosomiques à chaque pôle.* Le nombre réduit du *Zoogonus* est 3, et non pas 6.

Trois chromosomes dédoublés entrent dans la constitution de chaque pronucleus. Chaque pronucleus apporte *six moitiés* chromosomiques toutes préparées à la plaque équatoriale de la première mitose somatique. Autrement dit, les chromosomes de la première anaphase somatique sont déjà préparés à la première anaphase maturative.

Mon intention n'est pas d'ouvrir une discussion détaillée à propos de ce Trématode ; mais je voudrais faire remarquer combien il est étonnant de voir GRÉGOIRE affirmer que les dyades se dissocient d'une façon dicentrique à la métaphase I. Les Trématodes sont peut-être les animaux les moins favo-

rables à cette explication. Plus la métaphase avance et plus les dyades se contractent, je l'ai déjà fait remarquer chez la grande Douve du foie. Je suis absolument persuadé que personne n'a suivi ce processus de dissociation dicentrique dans ses préparations.

Quant au bien-fondé de mon idée sur la valeur des anses de la fin de la prophase somatique, il suffit de jeter un coup d'œil sur les figures 5, 6, 7 et 8 du travail de GOLDSCHMIDT (1908), pour se convaincre de sa réalité chez *Zoogonus*.

8. Cas de l'Ophryotrocha.

Trois auteurs ont déjà entrepris l'étude de la maturation des produits génitaux de *Ophryotrocha* : KORSCHELT en 1895 ; GRÉGOIRE et DETON en août 1906 ; M. et Mme SCHREINER en novembre 1906. Le travail de KORSCHELT constitue un important mémoire accompagné d'un grand nombre de figures démonstratives. D'autre part, le travail de GRÉGOIRE et DETON, et celui des SCHREINER, effectués presque en même temps, dans le but de vérifier si la maturation de l'*Ophryotrocha* se réalise bien selon le schéma établi par KORSCHELT, ou si, au contraire, on y relève des preuves en faveur de la conjugaison latérale des chromosomes, semblaient avoir épuisé l'intérêt de la question. Cette opinion paraissait d'autant plus légitime que les SCHREINER arrivent aux mêmes conclusions que GRÉGOIRE et DETON, et formulent les mêmes critiques fondamentales, en ce qui concerne le travail du savant allemand.

Mes résultats se rapprochent beaucoup de ceux obtenus par KORSCHELT, dès 1895, dans l'ovogénèse. « D'après cet auteur, le nombre normal régulier de chromosomes est de 4. A la prophase de la première cinèse de maturation, il ne se produit pas de réduction même apparente : le noyau montre 4 chromosomes qui se divisent longitudinalement. Après s'être raccourcis et épaissis, ils se placent au fuseau I, de façon à se grouper en 2 paires. En ce moment, la fente longitudinale est

devenue invisible. Dans chacune des 2 paires, un chromosome complet est tourné vers un pôle, l'autre vers l'autre pôle. La première cinèse donne ainsi à chaque pôle deux chromosomes complets. A l'anaphase la division longitudinale redevient claire, au point parfois de séparer complètement les moitiés-sœurs et de faire apparaître à chacun des pôles quatre chromosomes isolés. La seconde mitose sépare vers les pôles les moitiés longitudinales de chacun des chromosomes-filles de la première figure. C'est donc la première cinèse qui est réductionnelle, mais d'après un type tout spécial. » (GRÉGOIRE et DETON, **1906**).

Mon interprétation ne diffère de celle de KORSCHELT qu'en ce qui concerne le détail du mécanisme de la première mitose. Je tiens à signaler la différence parce que, bien qu'absolument négligeable au point de vue du résultat numérique, elle présente une grande importance quant à la signification de la mitose. Elle se rapporte à la façon dont les deux paires d'anses pachytènes (les chromosomes divisés longitudinalement de KORSCHELT) se disposent au fuseau et participent à la mitose. D'après mes préparations, une paire passe tout entière dans un spermatocyte de deuxième ordre, une autre paire dans l'autre spermatocyte. Pour KORSCHELT, au contraire, chaque paire est dissociée à la première mitose.

Il existe un autre point sur lequel je dois m'arrêter un instant. Il s'agit de la variation qu'aurait constatée KORSCHELT dans le nombre des chromosomes chez *Ophryotrocha.* Tantôt les cellules somatiques montreraient 4, tantôt 8 chromosomes. Et GRÉGOIRE aurait même pensé à soulever la question de l'existence, dans l'*Ophryotrocha,* de deux types différents, l'un à 4, l'autre à 8 bâtonnets somatiques.

Ces variations numériques s'expliquent, d'après moi, d'une façon plus naturelle. Il faut tenir compte pour cela d'un fait très intéressant que j'ai mis en évidence récemment dans les mitoses somatiques des Annélides et des Batraciens : la véritable division longitudinale est toujours extrêmement précoce et se réalise pour une mitose donnée à l'ana-

phase de la précédente mitose. Les divisions cellulaires où Korschelt a compté 8 chromosomes sont de celles qui se succèdent très rapidement. Il n'est pas étonnant que le nombre total des chromosomes apparaisse si clairement à la télophase. Ce nombre double persiste à travers la durée du repos nucléaire et à travers toute la prophase. Les figures 34-37 du mémoire de Korschelt sont remarquables à cet égard. Quatre paires de longues bandes chromosomiques sinueuses sont en train de se concentrer dans le noyau. Chaque bande accouplée représente une moitié longitudinale télophasique.

Les anses disposées à la couronne équatoriale ne doivent pas être considérées comme des chromosomes devant subir bientôt la division longitudinale, mais comme des moitiés longitudinales résultant de la division réalisée à la télophase, quelquefois même immédiatement après l'anaphase. La numération des chromosomes somatiques, d'après les figures de plaque équatoriale, a induit en erreur presque tous les cytologistes.

Grégoire et les Schreiner comptent parmi les plus ardents défenseurs de la théorie de la conjugaison longitudinale des chromosomes.

Bien que d'accord avec eux sur l'idée de la persistance morphologique des chromosomes à travers la durée de l'état quiescent, je me sépare nettement de ces auteurs sur les points suivants :

1° Le nombre somatique des chromosomes de *Ophryotrocha* est 4, et non pas 8.

2° La division longitudinale des chromosomes s'opère, pour une mitose donnée, à la télophase de la mitose précédente.

3° La théorie de la conjugaison latérale des chromosomes repose sur une interprétation défectueuse de la véritable division longitudinale dans le noyau des cytes de premier ordre. Cette dernière s'opère à la dernière télophase goniale ; elle persiste à travers le repos gonial, puis à travers toute la prophase de la première mitose maturative, même dans les anses pachy-

tènes où les moitiés se rapprochent étroitement, et elle ne s'achève qu'à la métaphase de la seconde mitose.

N'ayant pas reconnu l'existence de la division longitudinale dès la dernière télophase goniale, les partisans de la théorie de la conjugaison longitudinale des chromosomes (von Winiwarter, Schreiner, Grégoire, Janssens, Vedjowsky, etc.) ont pris les moitiés longitudinales déjà formées pour des chromosomes somatiques entiers. Comme elles persistent à travers la durée du repos et qu'elles se rapprochent à la prophase du premier cyte par paires, jusqu'à la formation d'anses épaisses, dites pachytènes, ils ont pensé qu'il s'agissait là d'une copulation parallèle de chromosomes homologues.

4° Les anses pachytènes ne sont pas dissociées en leurs éléments à la métaphase de la première mitose, mais seulement à la métaphase de la seconde. J'ai étudié ce point tout spécialement dans mes préparations ; jamais, je n'ai relevé le moindre indice d'un dédoublement des anses pachytènes, à la prophase de la première mitose, suivi d'un écartement des branches ainsi formées, puis d'un raccourcissement de ces branches. L'interprétation de Grégoire-Deton, et des Schreiner est certainement erronée. Si les phénomènes se déroulaient selon leurs données, les spermatides devraient renfermer 4 chromosomes ou 4 paires de chromosomes. Ces auteurs ne fournissent aucune figure montrant le nombre réduit des chromosomes.

9. **Cas du Tomopteris.**

Pour les Schreiner (**1905**), *Tomopteris onisciformis* Eschscholtz, présenterait régulièrement 18 chromosomes dans les noyaux somatiques. Fait très important, les chomosomes de la dernière division des spermatogonies persistent pendant le dernier repos gonial. Dans le noyau du spermatocyte I, au début de la prophase hétérotypique, ces 18 chromosomes, à l'état de filaments leptotènes, opèrent deux à deux la copula-

tion parallèle ; ce qui détermine la formation de 9 anses pachytènes qui peuvent être considérées comme des chromosomes bivalents. Le chiffre 9 représente le nombre réduit de cette espèce.

Dans cette situation, une conjugaison, de chromomère à chromomère, a lieu entre les deux chromosomes monovalents juxtaposés étroitement. Puis, une fente longitudinale apparaît dans chaque anse pachytène. Celle-ci est alors représentée par ses deux moitiés sous la forme d'un couple de chromosomes allongés et épineux, enroulés l'un autour de l'autre. Les deux moitiés vont désormais s'éloigner au maximum de distance, tout en continuant à se toucher par leurs extrémités. Après un certain nombre de transformations peu importantes, les 9 couples se présentent avec l'allure d'anneaux plus ou moins contractés et épaissis. Ils se placent à l'équateur de la figure mitotique, de telle façon que les points par où les moitiés longitudinales se touchent encore sont tous contenus dans le plan équatorial.

Chaque anneau est ainsi constitué de deux anses jumelles plus ou moins retenues l'une à l'autre par leurs bouts, comme dans l'hétérotypie, de FLEMMING. Mais, tandis que dans ce dernier cas, chaque anse jumelle aurait simplement la valeur d'une moitié longitudinale de chromosome, pour les SCHREINER, chaque demi-anneau représente un chromosome somatique entier. C'est le même chromosome monovalent qui, il y a longtemps, sous la forme leptotène, s'est conjugué avec son homologue pour former l'anse pachytène.

La première mitose s'achève par la séparation à l'équateur des anses qui constituent les anneaux. Ainsi, les deux cellules résultantes, ou spermatocytes II contiennent seulement 9 chromosomes somatiques au lieu de 18. Ce sont des éléments réduits à $\frac{n}{2}$. La première mitose maturative ainsi présentée réalise donc la réduction numérique des chromosomes.

Au moment où les anneaux se rangent à l'équateur, une seconde division longitudinale a lieu, qui, anticipant sur la

deuxième mitose de maturation, prépare dans chaque demi-anneau, les chromosomes-filles de cette mitose. Il s'agit là de la *division longitudinale anaphasique*, qui, selon Grégoire, caractériserait exclusivement l'anaphase de la première mitose.

Le rôle de la seconde se résume dans le fait qu'elle achève la division longitudinale anaphasique de la première. Elle se fait selon le mode homéotypique. Elle transmet aux spermatides 9 anses simples, tandis que la précédente en éloignait 9 paires dans les spermatocytes II.

Critique. — Cette description présente un certain nombre de points communs avec celle que j'ai donnée pour la spermatogénèse de *Sabellaria* ♂. Mais, je m'écarte notablement des Schreiner sur plusieurs questions importantes. Aussi, comme pour les mitoses polliniques des Liliacées, vais-je me permettre en utilisant les remarquables figures des auteurs norvégiens, de donner de *Tomopteris* une description nouvelle, plus en accord selon moi, avec la réalité.

Tout d'abord, quel est le véritable nombre somatique des chromosomes chez cette Annélide? Grâce à une belle série de coupes que M. le professeur Malaquin avait pratiquées dans un individu jeune et qu'il a très obligeamment mises à ma disposition, j'ai pu acquérir quelque certitude à ce sujet. Je ne crois pas que le nombre des chromosomes soit 18. Toutes les fois que j'ai pu faire la numération, en tenant compte bien entendu, des notions que j'ai mises en valeur à propos de la division télophasique, je suis arrivé à 10. De plus, le nombre des anses pachytènes est 10, et non pas 9, comme le veulent les Schreiner.

Prenons l'histoire de la Spermatogénèse chez *Tomopteris* à la dernière télophase goniale.

Les 10 chromosomes anaphasiques subissent la division longitudinale et le noyau reconstitué comprend vingt anses filamenteuses, ayant la valeur de moitiés longitudinales de chromosomes somatiques et disposées encore par paires, d'après le mode de leur formation. Ces moitiés persistent ainsi pendant

toute la durée de l'état quiescent. Puis, au début de l'évolution de spermatocyte I, elles se reconcentrent légèrement et sous le nom de filaments leptotènes, elles commencent à se rapprocher l'une de l'autre, dans chaque paire. Elles présentent alors les caractères négatifs de l'*anamitose* qui conduit, comme on sait, à la formation singulière des anses pachytènes.

Les 10 paires de filaments leptotènes en se rapprochant progressivement, jusqu'au contact, donnent 10 anses épaisses orientées très régulièrement du champ polaire où siègent les courbures, au champ opposé qui renferme leurs extrémités libres.

Jusqu'ici, n'était la différence dans l'évaluation du nombre des chromosomes, la description concorde avec celle des Schreiner. Mais, outre que ces auteurs croient à l'existence d'une véritable conjugaison, la suite des phénomènes a été interprétée par eux d'une façon qui me paraît inadmissible.

Le chapitre de la formation des anneaux me fournira l'occasion de le montrer avec la netteté désirable. Comme on l'a vu précédemment, les Schreiner expliquent la genèse de ces anneaux grâce à une division longitudinale des anses pachytènes ou chromosomes bivalents. Cette division provoque une ouverture longitudinale qui va s'élargissant progressivement jusqu'à ce que les deux moitiés obtenues s'opposent complètement. D'où, la constitution d'un anneau régulier aux dépens de chaque anse pachytène. *Autant d'anses pachytènes, autant d'anneaux.*

Un examen minutieux de cette période préparatoire m'a conduit à formuler une interprétation différente. Je pense que les Schreiner ont été saisis seulement par quelques apparences du phénomène, et que sa véritable nature a échappé à leur observation.

Comme eux, j'ai décrit, lors de la désorientation des anses épaisses, la tendance à la dissociation de celles-ci en leurs deux chromosomes constitutifs (*stade strepsitène*), et j'ai montré dans les figures correspondantes qu'ils pouvaient s'écarter notablement dans chaque paire. Mais, tandis que pour les

Schreiner, cet écartement serait le début de la formation des figures en 8 de chiffre, c'est-à-dire en définitive, celle des anneaux, j'ai reconnu au contraire, que le stade strepsitène est de courte durée. Il est certainement dénué de toute importance morphologique. Il rappelle simplement que la division longitudinale de la dernière télophase est toujours en suspension dans le noyau.

Ce qui a échappé complètement aux Schreiner, c'est l'espèce d'accouplement que subissent les anses pachytènes, deux à deux, à ce moment. Peut-être faut-il imputer à cet égard le nombre plus élevé des chromosomes chez *Tomopteris ;* il est certain que l'étude est, en cet endroit, hérissée de difficultés. Le nombre des noyaux favorables est assez restreint, et il faut multiplier les plus pénibles observations pour se faire une idée de ce qui passe lors de la désorientation pachytène.

Quoi qu'il en soit, si j'en juge par la série des figures 33-43 de leur mémoire, il est bien certain que les 10 anses pachytènes de *Tomopteris,* comme celles de *Sabellaria,* forment des couples d'abord allongés et tordus en forme de huit de chiffre, puis régularisés et redressés en forme d'anneaux. La fin de la prophase et la métaphase comporteraient l'existence de 5 anneaux disposés verticalement dans cinq plans parallèles.

Ce nombre restreint de 5 ne manquera pas de suspendre ceux qui ont connaissance des belles figures des auteurs norvégiens. Dans plus d'une, en effet, il semble bien indiqué que le nombre des anneaux est supérieur à 5 ; sans doute, voisin de 10. Or, si le nombre des anneaux est 10, c'est la condamnation de mon interprétation des mitoses de maturation. Comment résoudre cette difficulté ?

Il est un point sur lequel j'ai longuement insisté dans mon exposé des transformations nucléaires consécutives à la désorientation des anses pachytènes et à leur arrangement par couples. C'est l'allongement considérable que présentent ces couples et la lenteur qu'ils apportent à se redresser. J'ai dit qu'à ce moment, la complication du noyau était grande, mais

qu'elle l'était seulement en apparence. J'ai isolé, dans ma figure 60, un couple, afin de montrer, comment, grâce à l'allongement des deux anses constituantes, cette complication était acquise. Ces anses circulent superficiellement sous la membrane nucléaire, en sorte que les articulations en forme de croix évidée sont diamétralement opposées. Pour suivre la continuité du couple chromosomique, il est alors nécessaire d'observer de très près, en faisant varier constamment la mise au point. Sinon, la continuité, nullement évidente au premier coup d'œil, échappe à l'observateur.

Je pense que les SCHREINER se sont trouvés en face de couples chromosomiques semblables, mais que leur examen a été précipité. Ainsi, dans plusieurs figures, ils représentent à côté d'anneaux qui ont conservé leur forme, des anneaux qui se sont ouverts d'un côté et redressés sous la forme d'un S. Ces images-là ne représentent-elles pas plutôt des couples figurés incomplètement, soit qu'ils aient été mutilés dans les préparations par le rasoir, soit qu'ils ne se soient pas prêtés à une description complète?

Les figures 55, 56, 57 sont très intéressantes à ce point de vue. Dans la figure 56, sont rapportés les chromosomes en S d'un même noyau, mais d'après deux coupes successives combinées. Il y en a 9, autant que d'anses pachytènes, d'après les SCHREINER.

La reconstruction exacte des figures mitotiques contenues dans plusieurs coupes n'est peut-être pas impossible. Mais chacun reconnaîtra que c'est là un procédé peu commode, sinon dangereux. On risque, à tout le moins, de compter pour deux chromosomes, deux tronçons d'un seul de ces corps. Je crois que les SCHREINER sont tombés dans ce travers. Bien loin de voir dans les S articulées de la figure 56, des anneaux ouverts d'un côté, j'y reconnais seulement, des tronçons d'anneaux véritables. Il n'est pas étonnant que ces zoologistes comptent 9 anneaux à la métaphase I, s'ils font entrer dans leur compte des moitiés verticales d'anneaux.

Je suis bien persuadé, au contraire, que la métaphase I du *Tomopteris* comporte seulement 5 couples, tels que ceux que j'ai montrés dans les figures 59-63 de ma planche V.

Dans leur figure 56, le tort des SCHREINER a certainement été de disposer les S qu'ils ont rencontrés dans la même mitose, les uns après les autres, sur la même rangée. Pour faire une reconstruction exacte, ils eussent dû les disposer les uns en face des autres, et les raccorder.

Or, si ce que j'avance répond à la réalité, la dissociation subséquente des anneaux aboutit à répartir, dans chaque spermatocyte II, cinq anses pachytènes qui n'ont pas cessé de présenter la division longitudinale. Pour les SCHREINER, au contraire, l'anaphase distribue dans ces éléments, 9 chromosomes, dont chacun équivaut à la moitié d'une anse pachytène. Le résultat est extrêmement différent, non seulement à cause du nombre, mais encore en ce qui concerne la nature des chromosomes.

En effet, j'ai montré qu'une anse pachytène est un chromosome somatique divisé, dont les moitiés longitudinales se sont rapprochées secondairement, et se maintiennent telles pendant toute l'évolution du spermatocyte I. Si, la mitose était préparée et effectuée comme le veulent les SCHREINER, elle ne différerait pas d'une mitose ordinaire. Une division longitudinale effective aurait lieu à la première mitose de maturation qui ne pourrait plus être considérée comme réductrice.

Ces deux auteurs prétendent cependant que la mitose, telle qu'ils la conçoivent, distribue aux spermatocytes II des chromosomes entiers, et non des moitiés longitudinales. Cela n'est possible qu'en posant, comme ils le font du reste, que le nombre somatique est double de celui des anses pachytènes, et que celles-ci résultent de la copulation de deux chromosomes somatiques entiers.

En s'en tenant aux résultats tout à fait généraux, je me rencontre donc avec eux. Mais je m'oppose à leur façon d'interpréter les différentes phases de l'évolution du spermatocyte II et

qui expliquent précisément le mécanisme de la réduction. J'estime, d'autre part, qu'ils ont fait erreur dans l'évaluation du nombre des chromosomes somatiques ; leur point de départ n'étant pas bien assuré, il ne leur a pas été permis, malgré une étude attentive, d'atteindre à ce qui me semble être la véritable solution.

10. Cas de Myxine et de Spinax.

Le mémoire sur la spermatogénèse de *Tomopteris* est de **1905**. L'année suivante, les SCHREINER font paraître un nouveau travail sur le même sujet chez *Salamandra, Spinax et Myxine*. Leurs conclusions de **1906** corroborent absolument celles de l'année précédente.

Je dois dire que je ne suis pas plus convaincu par les très belles figures qui accompagnent ce second mémoire que par celles du *Tomopteris*. Laissons pour le moment de côté ce qui a rapport à la Spermatogénèse de la Salamandre que j'ai reprise entièrement pour mon compte, et dont je parlerai en détail dans un prochain mémoire. Je ne veux examiner que le cas de *Spinax* et celui de *Myxine*.

Chez ces deux poissons, l'évolution des chromosomes de la première mitose de maturation ressemble bien plus à celle des chromosomes de *Fasciola*. Même, pour la *Myxine*, les aspects sont presque superposables.

Chez *Spinax*, l'examen des figures 61-70 ne me laisse aucun doute sur le bien-fondé de mon interprétation. Surtout, la figure 63 paraît démentir l'explication des SCHREINER ; on y voit fort nettement les anses pachytènes conserver la fente longitudinale en se repliant sur elles-mêmes. On ne voit pas, au contraire, les moitiés longitudinales de chaque anse pachytène s'écarter et s'opposer pour donner un anneau.

Les petits anneaux trapus que l'on obtient ici n'ont nullement la valeur de ceux que j'ai décrits chez *Sabellaria*, et que j'ai cru retrouver dans les dessins des SCHREINER, à propos de la

spermatogénèse de *Tomopteris*. Les anneaux de ces deux Annélides résultent de l'accouplement bout à bout de deux anses pachytènes symétriques ; tandis que ceux de *Spinax* proviennent simplement d'une seule anse pachytène qui rapproche ses deux extrémités l'une de l'autre. Les derniers ont la valeur d'une dyade ordinaire, les premiers de deux dyades passagèrement réunies.

Les Schreiner pensent que ces anneaux-dyades se séparent en deux demi-anneaux à la métaphase de la première mitose. Mais, outre que leurs figures ne montrent pas très bien l'indice de cette division, si cela avait lieu, il s'agirait d'une véritable division transversale. Or, cela ne paraît guère possible dans l'état actuel des connaissances cytologiques.

Je pense que ces anneaux, en traversant la métaphase qui est, ici, moins régulière encore que partout ailleurs, ne cessent de se contracter, de s'épaissir. Si bien qu'à l'anaphase ils ont acquis la forme de sortes d'anses doubles, très trapues, à sommet anguleux.

Bref, la moitié du nombre total des anses pachytènes s'éloignerait vers un pôle de la figure mitotique, l'autre moitié vers le pôle opposé. La seconde division se réalise, comme partout, par la dissociation des anses-filles de l'anaphase I.

Chez *Myxine*, on n'a pas un repliement des anses pachytènes sur elles-mêmes comme précédemment. Les moitiés longitudinales de l'anse pachytène, se raccourcissent au moment où elles sont encore écartées l'une de l'autre ; elles acquièrent ainsi l'aspect de dyades à branches courtes, tordues. La contraction se poursuit très loin jusqu'à la formation de petites croix très épaisses et très trapues.

C'est dans cet état que les anses pachytènes traversent la métaphase. En somme, plus on approche du moment où les auteurs fixent le moment de la dissociation dicentrique, plus les 2 branches de la dyade paraissent soudées.

Les Schreiner ont encore essayé d'interpréter ces formes comme les anneaux de *Tomopteris*. Mais ici, plus visiblement

encore que dans *Spinax*, ils ont échoué. Contrairement à ce qu'ils croient, les anses pachytènes, extrêmement contractées, arrivent à l'anaphase sans s'être dissociées en leurs éléments. Elles ont seulement un peu changé de forme, par suite du mouvement qu'elles opèrent. En remontant vers les pôles, elles acquièrent la forme de têtes de flèches, nécessité mécanique facile à comprendre.

Du reste, pour *Myxine*, on est plus à l'aise encore que précédemment, du fait que les Schreiner ont eux-mêmes, en **1905**, émis des doutes sur l'existence d'une division des chromosomes à la métaphase I.

11. Le nombre des anses pachytènes chez Pristiurus.

Le nombre somatique est 36, d'après Rückert (**1892**), et d'après Maréchal (**1907**). Or, le nombre des anses pachytènes est toujours voisin de 36, et l'ovocyte en accroissement contient 36 paires de chromosomes-sœurs.

Chez *Pristiurus*, comme chez les animaux que j'ai étudiés, le nombre des anses pachytènes est égal au nombre somatique : Maréchal appelle cela le *paradoxe de Rückert.*

TROISIEME PARTIE

Conclusions

Les conclusions générales de ce travail sont exposées dans les thèses suivantes :

1. La division longitudinale.

La division longitudinale des chromosomes est le fait dominant de l'étude morphologique du noyau.

La division se fait toujours dans des chromosomes passant de la forme trapue à la forme allongée. C'est un phénomène

concomittant à la dilatation de la substance chromosomique. Elle débute de manière à fournir, en général, une double spirale filamenteuse aux dépens de la substance de chaque chromosome.

Dans la division, il faut distinguer l'apparition de la fente qui marque le début de la division, et l'achèvement de la division qui se traduit par l'éloignement dicentrique. Pour une

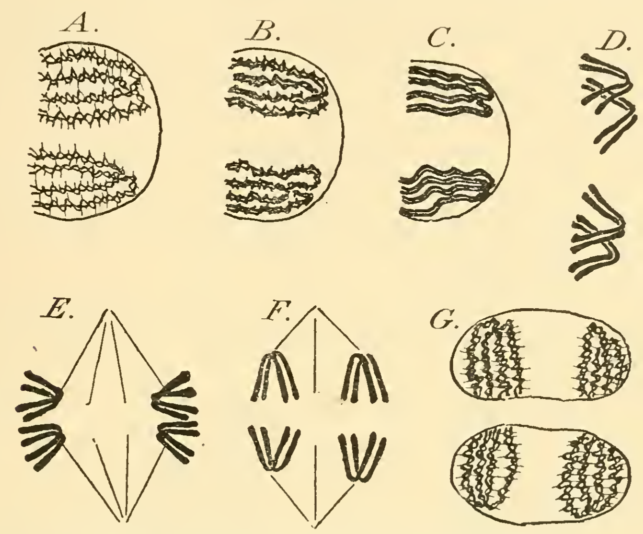


Fig. II. Les principales étapes de la mitose somatique ou homéotypique.
A. Début de la prophase ; *B*, *C*, prophase ; *D*, mise au fuseau ; *E*, métaphase ; F, anaphase ; *G*, télophase, apparition de la subdivision.

mitose n où se fait cet éloignement définitif, le début apparent de la division a toujours lieu à la mitose $n - 2$, dès l'anaphase ou à la télophase. Même chez *Ascaris megalocephala, le début est localisé à la fin de la métaphase* $n - 2$ (cf pg. 65).

La séparation qui se fait ainsi à l'anaphase ou à la télophase $n - 2$, persiste pendant toute la période quiescente, où elle peut, selon les noyaux, demeurer à l'état de simple indication, ou bien s'élargir en participant au gonflement général. Elle persiste pendant toute la prophase $n - 1$ où elle se régularise progressivement ; elle traverse la métaphase sous l'aspect d'une fente bien nette, puis l'anaphase, et elle ne cesse de

s'élargir à mesure qu'on approche de la télophase $n - 1$. Là, elle devient tout naturellement la véritable division longitudinale, grâce à l'écartement des moitiés secondaires qui deviennent alors les chromosomes destinées à la mitose n.

2. La nature du chromosome.

Il résulte de ceci que le chromosome est toujours double. (A. DEHORNE. *Le duplicisme constant du chromosome somatique...* 1911.) Il se présente toujours sous la forme de paires, soit de paires primaires, soit de paires secondaires. Quand la subdivision n'est pas visible, il n'est pas question de paires secondaires, mais les axes chromosomiques font partie de paires primaires et ont la valeur de moitiés primaires. Alors encore, le chromosome est double.

Même lorsqu'une anse paraît absolument homogène, il est assez probable qu'à son intérieur, la substance chromosomique est déjà répartie ou est en train de se répartir selon deux bandes longitudinales parallèles, séparées par un espace rempli d'une substance achromatique, plus liquide que la substance qui se colore, et qui peut être du suc nucléaire.

Ainsi que l'a dit DELAGE (1903) dans un raccourci saisissant : « Ce qu'il y a de plus intéressant dans la division indirecte, c'est la division directe. » Nous sommes loin encore du jour où nous saurons là-dessus autre chose que ce que chacun imagine à son gré. Il y a longtemps du reste que les théoriciens allemands ont tiré de la notion de division microsomique tout ce qu'elle peut donner *a priori*. PFITZNER a projeté audacieusement, dans des figures schématisées, les vues imaginaires que nous avons tous sur la multiplication des microsomes chromatiques.

Il est vrai qu'on rencontre des aspects où le chromosome paraît se comporter conformément aux idées de PFITZNER. Mais, même dans ces cas, on ne voit jamais la substance chromosomique se dédoubler et paraître sous la forme d'un subs-

tratum porteur de granules ou de disques individualisés. Au

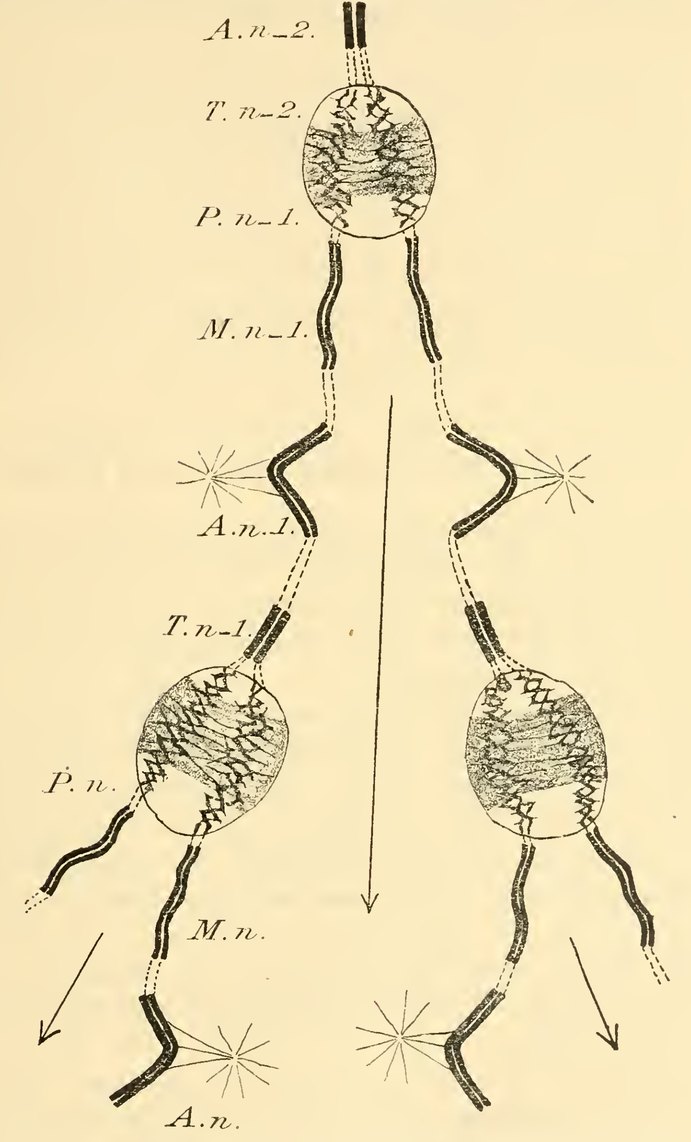


Fig. III. La division longitudinale dans la mitose homéotypique pour un seul chromosome. *A*, anaphase ; *T*, télophase ; *P*, prophase ; *M*, Métaphase.

contraire, la substance chromosomique est une ; elle peut perdre

en apparence, son homogénéité, mais alors elle ne fait que s'étirer et s'accumuler en certains endroits, dont la régularité est mécaniquement déterminée.

La substance chromosomique est une et homogène. Même dans le *rétiforme nucléaire* de l'état quiescent, elle ne peut être décomposée en *linine* et en *chromatine ;* elle est simplement étirée et anastomosée. D'autre part, plus un chromosome s'allonge et devient filiforme, moins il est colorable. La coloration des chromosomes est en raison de la condensation de leur substance. Les chromosomes peuvent même perdre toute chromaticité par rapport à l'hématoxyline au fer, sans pour cela cesser d'exister.

3. La persistance des chromosomes et l'activité de la télophase.

Ils persistent sous la forme de minces anses filamenteuses, moniliformes, orientées comme l'étaient les anses encore trapues du début de la télophase, à savoir : avec la courbure étalée dans le champ polaire et les deux extrémités libres dans le fond de la région opposée.

Chaque chromosome somatique tout à fait au repos est normalement représenté par 2 paires de semblables anses filamenteuses. Ainsi, toute anse trapue et homogène de l'anaphase persiste dans le noyau dit quiescent, non sous la forme d'un chromosome plus ou moins transformé en réseau partiel, mais sous la forme de 2 chromosomes filamenteux et moniliformes.

La télophase ouvre la période dite de repos et celle-ci représente, en réalité, la véritable période d'accroissement de la mitose somatique.

Bien loin d'être le stade où disparaît l'autonomie morphologique du chromosome, la télophase est celui où l'individualité chromosomique s'affirme avec le plus d'activité. Nous admettons l'individualité pour les anses trapues de la plaque équatoriale et de l'anaphase, bref, lorsque les chromosomes

subissent de grands déplacements dans le cytoplasme. On ne peut non plus la leur refuser lorsqu'ils siègent dans la vacuole nucléaire. C'est à ce moment que les chromosomes s'affranchissent le plus dans chaque paire primaire ; c'est là que les moitiés secondaires dégagent leur individualité ; c'est là que les moitiés longitudinales préformées accomplissent l'acte hautement égocentrique de la nutrition.

C'est au sein du noyau reformé que les chromosomes jouissent de la plus grande indépendance, que leur substance peut se dilater, circuler, s'imbiber et finalement doubler sa masse. Dans ces conditions, les chromosomes passent la plus grande partie de leur vie, la durée de l'accomplissement des mitoses étant certainement très réduite, en comparaison de celle de l'état dit quiescent.

4. La théorie pseudopodiale de l'état quiescent.

Une partie de la substance semi-fluide chromosomique circule tout autour de l'axe de chaque chromosome (moitié primaire ou moitié secondaire) dans le suc nucléaire, où elle édifie un réseau d'absorption extrêmement ténu. Ce réseau de nature anastomotique provient de la propriété générale qu'a le protoplasma de « filer » : ce que Andrews dénomme *l'activité filaire* du protoplasme.

La substance de chaque chromosome peut ainsi « filer » sans se confondre avec une autre substance, et elle n'est surtout pas miscible avec celle des chromosomes voisins.

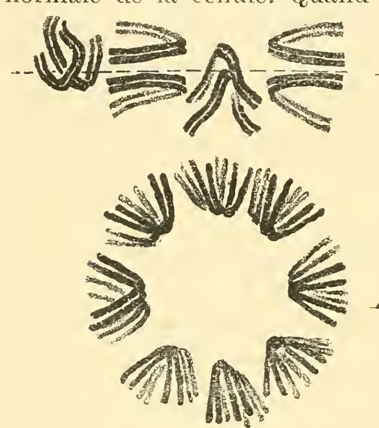
A la prophase, le réseau de chaque chromosome se retire du suc nucléaire et sa substance se concentre selon l'axe chromosomique qui a persisté sous forme d'une ligne principale.

Tous ces mouvements de la substance du chromosome s'expliquent le mieux, selon moi, par la théorie de Boveri, sur la nature pseudopodiale des chromosomes à l'état quiescent.

5. Etat le plus fréquent du noyau.

C'est celui qui fait suite immédiatement à la télophase, lorsque les anses doubles sont allongées et ressemblent à des bandes spirémateuses, et avant qu'elles soient étirées sous la forme de très minces filaments dépourvues de chromaticité.

Je crois que cet état du noyau est en rapport avec l'activité normale de la cellule. Quand la différenciation des anses est poussée plus loin et conduit à l'aspect des *noyaux poussiéroïdes* des auteurs, c'est un signe que les chromosomes passent de la télophase à l'état quiescent complet et que la cellule se divisera bientôt. Ou bien, c'est le signe que le noyau va dégénérer, si, par la suite, les anses ne peuvent réaliser leur concentration.



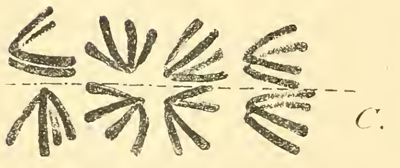


Fig. IV. La métaphase somatique.
A. Début de la métaphase, vue de profil.
B. Plaque équatoriale très schématisée chez un animal à 8 chromosomes somatiques. On compte 4 anses chromosomiques à ce stade pour chaque chromosome somatique.
C. Fin de la métaphase. Les chromosomes s'éloignent sous la forme de V doubles ou de croix.

6. Les mouvements de la métaphase.

La métaphase somatique comprend (sauf toutefois chez *Ascaris megalocephala*) deux sortes de mouvement de chromosomes :

1° Un mouvement qui éloigne définitivement, selon un processus dicentrique, les moitiés primaires et achève la division commencée à la mitose $n - 2$.

2° Un mouvement consécutif au précédent, qui dissocie

dans chaque paire primaire les deux moitiés constituantes : les chromosomes de la fin de la métaphase sont alors des dyades, ayant la forme de V doubles ou de croix.

7. La subdivision dans les noyaux du dernier repos gonial.

Le noyau des cytes I, encore au repos, est caractérisé par le fait que la fente de subdivision y est très peu indiquée, et toujours beaucoup moins que dans les noyaux au même stade des spermatogonies.

Alors, les moitiés primaires apparaissent sous la forme de filaments simples, ou bien exprimant d'une façon imparfaite qu'ils sont subdivisés. La fente de subdivision demeure à l'état de simple indication pendant l'état quiescent, et le rapprochement des moitiés primaires (filaments leptotènes) dans le mouvement de l'anamitose se fait comme si elles étaient simples.

Il existe cependant des cas où, peu de temps avant le rapprochement des moitiés primaires, les moitiés secondaires sont encore visibles dans chacune des précédentes, mais cet aspect est de durée éphémère.

8. L'Anamitose.

Je décris sous ce nom le rapprochement des moitiés primaires (filaments leptotènes) qui aboutit à la formation des anses pachytènes.

Tout se passe comme si, dans le noyau du cyte I, au début de la prophase, les chromosomes dédoublés depuis longtemps, reconstituaient leur unité en remontant la série des stades parcourus (division, subdivision).

Dans le noyau au repos, les moitiés primaires étaient prêtes à la mitose. Si les phénomènes se déroulaient comme à l'ordinaire, une mitose aurait lieu accompagnée d'un écartement dicentrique. Mais elle ne se produit pas et on assiste au processus inverse.

9. Absence de pseudo-réduction.

Il n'existe pas de pseudoréduction à la prophase de la première mitose maturative. Le nombre des anses pachytènes est égal au nombre somatique de l'espèce envisagée. Chaque anse pachytène représente un chromosome somatique dont les moitiés primaires se sont étroitement et passagèrement rapprochées.

A la fin de la prophase I, il existe autant de dyades que de chromosomes somatiques. *Une façon sûre et rapide d'évaluer le nombre somatique véritable est de faire la numération, soit des anses pachytènes, soit des dyades à la fin de la prophase I.*

Guignard arrivait à de semblables résultats, mais en se basant sur des interprétations toutes différentes. Dans son excellent article de 1897 sur l'évaluation du nombre somatique, il écrivait : « Il en résulte que ce qu'on nomme nombre typique ou normal de l'espèce n'est pas le nombre observé dans les cellules végétatives, mais plutôt le nombre réduit ». (*Année Biologique, III*).

10. Signification du Synapsis.

L'observation du synapsis dans les ovocytes I de *Sabellaria* conduit à l'idée que ce stade représente un essai prématuré de division hétérotypique.

Au cours du synapsis, les moitiés primaires se rapprochent et se raccourcissent, comme le font à la prophase de toute mitose somatique les moitiés primaires, et surtout les moitiés secondaires. Particulièrement chez *Ascaris megalocephala*, la prophase somatique rappelle ce que l'on décrit à la période synaptique.

Les chromosomes somatiques reconstitués sous le nom d'anses pachytènes se contractent violemment comme le feront plus tard et plus complètement les dyades hétérotypiques de la fin de la prophase I.

La disposition des anses pachytènes dans la cavité des

noyaux qui présentent le synapsis parle aussi en faveur de cette interprétation. Elles sont ramenées dans le fond de la cavité nucléaire et appliquées contre la membrane en formant une sorte de corbeille. Dans ces conditions, la position de deux anses symétriques est la suivante : les extrémités libres se touchent dans le fond de la cavité, tandis que les courbures sont diamétralement opposées. Les deux anses marquent une tendance à se rabattre dans un plan, perpendiculaire à l'axe nucléaire. Or, j'ai décrit dans le noyau des spermatocytes I de *Sabellaria*, un stade identique qui se rencontre toujours peu de temps avant la fin de la prophase et où les anses pachytènes s'accouplent par leurs extrémités.

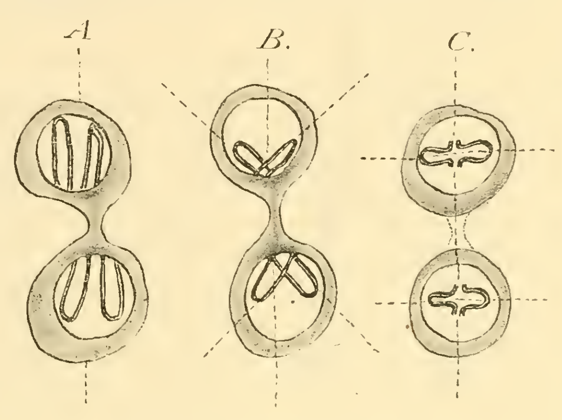


Fig. V. Signification du Synapsis.
A, cytes I ou l'anamitose se réalise sans synapsis.
B, cytes I avec synapsis, montrant le début de l'opposition des anses pachytènes accouplées deux par deux.
C, fin de la prophase hétérotypique dans Sabellaria ♀.

De plus, il est certain que dans plusieurs cas, chez *Fucus* (Yamanouchi), *Periplaneta* (Morse) et *Sabellaria* ♀, les anses, ainsi ramenées dans la région antipolaire, sont nettement disposées selon deux groupes opposés bien distincts.

11. La valeur des anneaux chez Sabellaria ♂

Ils ne dérivent pas d'une seule anse pachytène dont les moitiés s'écartent et s'opposent par leurs extrémités libres. Ils représentent deux anses pachytènes entières qui se sont accouplées par leurs extrémités, puis opposées (fig. 216, 217). Ils ont la valeur de deux dyades.

Cette sorte d'accouplement pachytène ne doit pas être confondu avec la conjugaison bout à bout, préconisée par MONTGOMERY.

12. Nature de la réduction.

La crise maturative est indiquée par l'inhibition de la division longitudinale équationnelle. Elle est dénouée par le partage gonomérique du noyau.

La réduction numérique est obtenue à la première mitose de maturation de la façon suivante : les dyades qui représentent des chromosomes somatiques entiers, incapables de se diviser longitudinalement, s'éloignent *entières* vers les pôles.

Le résultat d'une pareille mitose (hétérotypique) diffère complètement de celui d'une mitose ordinaire (homéotypique). Tandis que dans une mitose somatique, il se fait une répartition égale de moitiés primaires, il se fait ici une répartition de chromosomes somatiques entiers.

Il ne s'agit ici d'aucune division

Fig. VI. La division longitudinale pendant les mitoses de maturation, d'après le schéma gonomérique.

A, chromosome d'origine paternelle; *B*, chromosome d'origine maternelle.

1. Dernière anaphase goniale ; 2, dernier repos gonial, faible indication de la subdivision ; 3, début de l'anamitose (filaments leptotènes); 4, anses pachytènes ; 5, filaments strepsitènes (division et subdivision) ; 6, dyades hétérotypiques ; 7, anaphase I hétérotypique ; 8, métaphase II homéotypique ; 9, anaphase II ; 10, télophase II montrant les chromosomes sous forme de V doubles qu'on retrouvera dans les pronuclei de la fécondation.

de chromosomes, ni longitudinale, ni transversale. Tandis qu'à la suite d'une mitose ordinaire, le noyau de la cellule-mère se dédouble réellement dans toutes ses parties en donnant deux noyaux-fils absolument identiques à lui-même, dans la première mitose maturative, le noyau se fragmente en deux noyaux réduits de moitié, égaux au point de vue numérique seulement.

Dans une mitose ordinaire, le résultat est obtenu grâce à la division longitudinale, équationnelle, des chromosomes. Dans l'autre cas, on a affaire à un processus tout à fait particulier qui *détruit l'unité du noyau.*

La réduction numérique est ici liée intimement à une réduction qualitative, puisque les chromosomes d'un cyte II ne sont pas représentés dans le noyau de son jumeau.

La première mitose comporte une réduction qualitative au premier chef, si toutefois, on admet que les divers chromosomes d'une cellule donnée sont porteurs de propriétés différentes.

13. Homéotypie, Hétérotypie.

Il existe deux sortes de mitoses caractérisées par le mode de répartition des chromosomes. Mais il n'y a qu'une seule question de chromosomes. Les stades préparatoires à ces deux sortes de mitoses ne sont pas différentes dans leur essence. D'un côté comme de l'autre, nous avons des dyades à la fin de la prophase. Mais, tandis que dans l'homéotypie la division longitudinale est efficace et que les moitiés primaires sont séparées l'une de l'autre ; dans l'hétérotypie, *chaque chromosome somatique au complet*, c'est-à-dire, constitué de deux moitiés primaires déjà subdivisées, passe tout entier dans un cyte I ou dans l'autre.

Puisqu'il n'existe qu'une seule et unique question de chromosomes, il est nécessaire que toute étude de l'hétérotypie soit précédée et, j'ose dire, éclairée, par une étude détaillée de l'homéotypie dans l'espèce envisagée.

14. La ségrégation chromosomique.

J'ai montré que les chromosomes qui se présentent à la fin de la prophase somatique sont toujours dédoublés. Ce sont des moitiés primaires faisant partie de couples primaires dont le nombre correspond au nombre somatique véritable. J'ai montré aussi qu'à la métaphase somatique, ce sont les couples primaires eux-mêmes qui sont dissociés par éloignement dicentrique, et non pas les chromosomes doubles de chaque paire primaire. Contrairement à ce que pensent les auteurs, à la prophase d'une mitose, deux divisions de chromosomes sont préparées ; et, malgré cela, l'une d'elles seulement est efficace à la métaphase de cette mitose.

Je pense qu'il faut envisager la fin de la métaphase comme correspondant à une véritable *ségrégation de chromosomes*. En effet, les plaques équatoriales décrites comme je l'ai fait, ne contiennent aucun indice de la marche future des anses. Même, lorsque nous écrivons que les moitiés primaires d'un même chromosome se séparent et s'opposent, nous obéissons exclusivement à un besoin de logique ; car, nous ne pourrions guère fournir la démonstration que cela se passe bien ainsi.

Il faut donc admettre que, quelle que soit la position des chromosomes par rapport au plan équatorial, il se fait un choix toujours sûr des chromosomes préparés depuis le plus longtemps. Je ne me charge pas d'imaginer la nature d'un tel choix, mais la répartition des chromosomes ne s'explique certainement pas d'une façon mécanique aussi simple que l'esprit serait parfois tenté de le concevoir.

Dans la première mitose de maturation, la *ségrégation gonomérique* qu'on y rencontre est tout aussi remarquable. Tenir compte à la fin de la prophase de l'insertion des chromosomes au fuseau pour juger de leur répartition ultérieure est une précaution bien inutile ; les indications qu'on relève ainsi sont parfaitement illusoires. On ne peut prévoir, ni à la position,

ni à la forme des dyades de la fin de la prophase I, comment elles se comporteront à la fin de la métaphase I.

Plus on ira et mieux on reconnaîtra, je crois, que les modes d'insertion chromosomique au fuseau sont dénués d'importance véritable. C'est encore une base morphologique dont sera bientôt privé le cytologiste. Il est très probable que cette idée de l'insertion, tant recommandée par Grégoire, est justiciable de nombreuses erreurs d'interprétation dans l'étude des mitoses maturatives.

15. **Le schéma gonomérique.**

On sait que l'œuf fécondé, ou l'une quelconque des cellules complètes qui en dérivent, contient les deux sexes en quantité égale. Au point de vue morphologique qui nous occupe, le résultat de la fécondation est d'introduire dans le cytoplasme d'une cellule réduite, à la moitié de ses chromosomes, ou qui va l'être, $\frac{n}{2}$ chromosomes provenant d'un autre individu de la même espèce.

Le groupe étranger de $\frac{n}{2}$ chromosomes se juxtapose à celui des $\frac{n}{2}$ chromosomes que renferme encore la cellule fécondable. Et le fait de cette juxtaposition, ainsi que la possibilité de sa permanence à travers la suite des mitoses de l'organogénèse, est le point de départ d'une individualité nouvelle.

Tant que la division du noyau se fait par dédoublement longitudinal des chromosomes, même si le partage du cytoplasme est hétérogène, la continuation de cette individualité est assurée. Les noyaux issus par division équationnelle des chromosomes d'un noyau initial contiennent autant de chromosomes et des chromosomes de même nature que ce dernier.

Mais la division du noyau peut se faire autrement qu'en s'accompagnant d'une division de chaque chromosome. A un moment donné de la vie des végétaux et des animaux, certaines cellules somatiques, conditionnées de façon exception-

nelle, sont incapables d'achever la division longitudinale de leurs chromosomes.

Quand ces cellules se divisent, elles détruisent complètement l'unité de leur noyau : une moitié de l'ensemble des chromosomes entiers est séparée de l'autre moitié. Comme l'individualité de ces cellules résultait du fait de la juxtaposition de deux groupements de chromosomes de sexe différent, l'un appartenant au cytoplasma de l'ovule fécondable, l'autre étant apporté à ce cytoplasme par le spermatozoïde, les cellules-filles qui résultent de la division particulière ont perdu cette individualité.

Selon moi, l'une des cellules-filles renferme les chromosomes d'origine paternelle, l'autre ceux qui sont d'origine maternelle. La maturation marque la fin d'une union sexuelle entre le lot paternel et le lot maternel. La première division de maturation, ou hétérotypique, dénoue définitivement cette union. Les chromosomes libérés sont désormais en état, d'un côté comme de l'autre, d'entrer dans une nouvelle combinaison sexuelle.

Toute la prophase I serait la préparation lente, mais décisive de la séparation gonomérique. Le fait que les chromosomes entiers se ramassent en deux groupes opposés au cours des véritables synapsis, l'instabilité particulière des chromosomes dans le noyau des cytes I, l'inhibition de la division longitudinale, l'opposition remarquable des anses pachytènes dans la formation des anneaux chez *Sabellaria* ♂, enfin et surtout le genre de répartition des chromosomes entiers à la métaphase I, permettent de croire que les cytes de second ordre sont de race pure.

Les chromosomes du premier globule polaire sont, à mes yeux, des chromosomes d'origine paternelle. Les chromosomes maternels resteraient toujours dans le cytoplasme, comme liés à la masse du vitellus.

Dans la spermatogénèse, deux spermatides sur quatre, contiendraient des chromosomes paternels, et les deux autres des chromosomes maternels.

16. Les cytes II et la pureté des gamètes de Mendel.

S'il est vrai que les chromosomes jouent un rôle important dans la transmission et la détermination des caractères héréditaires, il devient intéressant de faire remarquer que le *schéma gonomérique* s'accorde facilement avec la principale exigence de l'hypothèse mendelienne, à savoir : la pureté des gamètes.

Les faits montrent que les chromosomes d'origine parternelle et les chromosomes d'origine maternelle existant dans l'œuf fécondé sont transmis sans se confondre jusqu'à la fin de la prophase I. A la métaphase I, ces chromosomes sont répartis *entiers* aux cytes II, et cette condition est absolument indispensable pour permettre l'application des lois de Mendel.

Comme il est infiniment probable, quoique cela demeure hypothétique, que le lot de chromosomes paternels se sépare là complètement du lot des chromosomes maternels, l'un des cytes serait donc paternel et l'autre maternel. On rencontrerait ici le phénomène inverse de la fécondation. Les noyaux des deux cytes de second ordre mériteraient alors le nom de *métanuclei*, par allusion aux *pronuclei* de la fécondation. Il y aurait ainsi un *métanucleus* ♂ et un *métanucléus* ♀ à l'issue de la mitose réductionnelle.

A vrai dire, les chromosomes ne peuvent jamais rester de race complètement pure. Après un séjour prolongé avec des chromosomes d'une autre race, dans la même vacuole du cytoplasme, ils ont certainement été *influencés* à quelque degré par les propriétés de cette race. Chaque chromosome, au moment où il sort du noyau I est à la fois, si je puis dire, dominant et récessif pour un caractère donné. S'il est d'origine paternelle, peut-être le caractère du père y est-il dominant, celui de la mère récessif. S'il est, au contraire, d'origine maternelle, c'est le caractère de la mère qui y est dominant...

17. Amitose et Hétérotypie.

L'amitose est peu connue et mal définie. Elle n'existe pas toujours là où les auteurs ont cru la rencontrer. Mais il est hors de doute qu'elle se présente parfois dans la réalité. Peut-être qu'elle n'apparaît que lorsque l'activité d'une cellule touche à sa fin et dans des tissus qui ont beaucoup fonctionné dans un seul sens.

On la signale dans les cellules de l'épithélium digestif, dans l'épithélium folliculaire de quelques glandes génitales, dans celui des tubes de Malpighi, etc.

Or, les noyaux de ces cellules possèdent le plus souvent deux chromoplastes, et nous avons vu qu'ils correspondent fréquemment aux deux chromocentres que possède tout noyau bi-sexué. Quand l'amitose se produit dans de tels noyaux, les deux noyaux-filles emportent chacun un chromoplaste.

Ainsi, Frenzel dit qu'un noyau avant de se dédoubler par voie amitotique donne d'abord deux chromoplastes. Puis le noyau s'étrangle et se divise sans cesser de rester à l'état quiescent.

La façon dont je comprends la structure du noyau permet de préciser, quoique d'une façon hypothétique, le mécanisme de l'amitose.

Le noyau est formé en réalité de deux noyaux primaires (les anciens pronuclei de la fécondation) ; dans le noyau au repos, la présence de chacun est indiquée par un chromocentre où viennent converger les courbures des anses correspondantes. Souvent même, à l'endroit du chromocentre, se constitue un chromoplaste, qui, dans certains cas, peut évoluer en nucléole vrai.

L'amitose se ramènerait au processus très simple de l'écartement progressif des deux chromocentres, soit de l'éloignement des deux groupes d'anses qui correspondent à ces chromocentres (fig. VII). Autrement dit, l'*amitose serait l'expression dégénérative de la gonomérie nucléaire.*

Le processus de l'amitose se rencontre dans les tumeurs et serait surtout pathologique. Dans la cellule où il se produirait, il sonnerait *le glas* de cette cellule (vom Rath). Il serait le signe de la vieillesse de la cellule.

D'autre part, les cytes I, sans être à proprement parler des cellules dégénérées, présentent plus d'un caractère de dégénérescence. Pour Le Dantec (**1903**), la maturation conduirait à la perte de la faculté d'assimilation. Elle est certainement une crise très dangereuse, souvent fatale à l'élément qui la subit. Si l'ovotide et la spermatozoïde ne se rencontrent pas, c'est la mort pour tous les deux. J'envisage ici le cas le plus général et laisse de côté la question de la reproduction parthénogénétique. Or, l'hétérotypie est également la marque de l'achèvement d'une union sexuée ; elle se ramène à une sorte de division directe du noyau.



Fig. VII. Explication gonomérique de l'Amitose.

Dans un cas comme dans l'autre, on a séparation de chromosomes entiers et destruction de l'unité du noyau. Dans les deux cas, les noyaux-filles, quoique pourvus d'un nombre égal de chromosomes, ne sont pas identiques, mais seulement symétriques et représentent des territoires nucléaires différents.

Il n'existe guère qu'une seule différence et elle est légère à mes yeux, c'est que dans l'amitose, la séparation des *metanuclei* se fait sans contraction des chromosomes, lorsque ceux-ci sont à l'état de longs filaments quiescents. On ne peut s'empêcher de conclure que l'amitose et l'hétérotypie sont des processus extrêmement voisins.

18. La xénie chromosomique.

Les faits montrent que les chromosomes paternels et les chromosomes maternels de l'œuf fécondé sont transmis sans se confondre jusqu'aux mitoses de maturation où ils sont définitivement éloignés les uns des autres.

Ainsi, des chromosomes pénètrent à un moment donné dans le cytoplasme d'une cellule apte à les recevoir. Leur groupe se range auprès de celui des chromosomes appartenant en propre à cette cellule. Désormais, ils vont subir pendant très longtemps la même destinée.

Grâce à la cellule qui les *héberge*, non seulement ils peuvent subsister, mais encore doubler leur substance, et se multiplier, tout en conservant leur individualité. Sans doute, ils sont dans une certaine mesure influencés par le milieu de la cellule qui les contient. Ils se chargent d'une partie des caractères individuels de cette cellule, mais les chromosomes de celle-ci agissent de la même manière à leur égard.

Cependant, il arrive un moment où les phénomènes de la crise maturative se déroulent. La combinaison ancienne se rompt et les deux groupes sexuels s'éloignent à jamais.

Tout se passe comme si les chromosomes paternels étaient des hôtes de passage hospitalisés dans la vacuole nucléaire de l'œuf fécondé, et de toutes les cellules qui en dérivent par division équationnelle. Je caractérise ce fait du nom de *Xénie chromosomique.*

J'ai traité la Xénie, comme si les chromosomes apportés par le spermatozoïde devaient toujours sortir de l'ovocyte I à la mitose I, ou comme si dans la spermatogénèse, l'un des cytes II contenait exclusivement des chromosomes paternels, l'autre cyte II des chromosomes maternels.

C'est ce que je pense, mais nous sommes ici dans le domaine des hypothèses ; aucune preuve scientifique ne peut être fournie pour ou contre cette supposition. Je tiens cependant à faire

remarquer que l'idée de la Xénie chromosomique est indépendante de celle de la gonomérie. Alors que la Xénie correspond à un fait indubitable, puisqu'il est objectivement certain que des chromosomes sortent tout entiers du noyau des cytes I, la gonomérie est loin d'être prouvée radicalement. J'ai relevé les preuves qui tournent en sa faveur, mais elle n'est encore caractérisée que par sa probabilité.

La Xénie s'accorde avec toutes les hypothèses ; soit qu'on admette ou non qu'un certain nombre de chromosomes sorte à la métaphase I en même temps que des chromosomes paternels ; soit que le hasard (?) seul préside à la répartition des dyades comme cela est encore soutenable ; soit qu'on fasse, comme dans l'explication gonomérique, intervenir une propriété ou une force nouvelle parfaitement inconnue.

19. Le schéma hétérohoméotypique et la théorie de la conjugaison des chromosomes.

Le schéma hétérohoméotypique de Grégoire repose sur une évaluation fausse du nombre somatique véritable. Il comporte la conjugaison latérale des chromosomes somatiques et la dissociation des dyades en leurs éléments à la métaphase I, qui sont des erreurs de fait.

Le résultat le plus clair de la théorie sur la conjugaison parallèle est d'avoir fourni l'occasion de préciser les anciennes notions et d'élargir nos connaissances sur la morphologie du noyau au repos, sur la nature du chromosome et sur tous les modes de division du noyau en général.

Lille, le 4 février 1911.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1909. Baehr (von). Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die spermatogenese von Aphis saliceti. (*Arch. f. Zellforsch.*, III.)

1904. Berghs (J.). La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale I. Depuis le spirème jusqu'aux chro-

mosomes mûrs dans la microsporogénèse d'*Allium fistulosum* et de *Lilium lancifolium* (*speciosum*) (*La Cellule*, t. XXI).

1905. Bonnevie (K.). Untersuchungen über Keimzellen : I. Beobachtúngen an den Keimzellen von Enteroxenos östergreni. (*Jenaische Zeitschrift*, XLI).

1908[1]. — Chromosomenstudien. I. (*Arch. f. Zellforsch.*, I).

1908[2]. — Chromosomenstudien. II. Heterotypische Mitose als Reifungs charakter nach Untersuchungen an *Nereis limbata* Ehlers, *Thalassema mellita* Conn. ùnd *Cerebratulus lacteus* Hubr. (*Arch. f. Zellforschung*, II).

1910. Borgert. Die Mitose bei marinen Ceratium-Arten. (*Zool. Anz.* XXXV).

1887. Boveri (Th.). Zellenstudien I. (*Ien. Zeitsch.* XXI).

1888. — Zellenstudien II. (*Ien. Zeitsch.* XXII).

1890. — Zellenstudien III. (*Ien Zeitsch.* XXIV).

1909. — Die Blastomerenkerne von Ascaris megalocephala und die Theorie der Chromosomen individualität. (*Arch. f. Zellforsch.* II).

1892. Brauer (A.). Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris megalocephala*. (*Arch. f. mikr. Anat.* XLII).

1899. Carnoy et Lebrun. Les globules polaires des Urodèles. (*La Cellule*, t. XVI).

1900. — La vésicule germinative chez les Batraciens. (*La cellule* XVII).

1911. Dehorne (A.). Recherches sur la division de la cellule. I. Le Duplicisme constant du chromosome somatique chez *Salamandra maculosa* et chez *Allium cepa*. (*Arch. f. Zellforsch.* VI).

1903. Delage Yves. L'hérédité et les grands problèmes de la Biologie générale. (*Paris.*)

1908. Duesberg (J.). La spermatogénèse chez le Rat *Mus decumanus* Pall. variété *albinos*). (*Arch. f. Zellforschung.* I).

1909. — Note complémentaire sur la spermatogénèse du Rat. (*Arch. f. Zellforsch.* III).

1905. Farmer et Moore. On the maiotic Phase (Reduction division) in animals and plants. (*Quart. Journ. micr. Science*, XLVIII).

1887. Flemming. Neue Beiträge zur Kenntnis des Zelle. (*Arch. f. mikr. Anat.* XXIX).

1908. Goldschmidt (R.). Uber das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des Dicrocœlium lanceatum Stil. et Hass. (Distomum lanceolatum.) (*Arch. f. Zellforsch.*, I).

1908. — Ist eine parallele Chromosomenkonjugation bewiesen. (*Arch, f. Zellforsch*, I).

1908. — Die Chromatinreifùng der geschlechtszellen des *Zoogonus mirus* Lss. und der Primärtypus des Reduktion. (*Arch. f. Zellforsch.* II).

1899. Grégoire (V.). Les cinèses polliniques dans les Liliacées. (*La Cellule*, XVI).

1903. Grégoire et Wygaerts. La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques, I. (*La Cellule*, XXI).

1904. Grégoire. La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. (*La cellule*, XXI).

1905. — Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. (*La cellule*, XXII).

1906 [1]. — La formation des gemini heterotypiques dans les Végétaux. (*La Cellule*, XXIV).

1906 [2]. Grégoire et Deton. Contribution à l'étude de la spermatogénèse dans l'*Ophryotrocha puerilis*. (*La Cellule*, XXIII).

1909. Grégoire. La réduction dans le *Zoogonus mirus*. Lss. et le « *Primartypus* ». (*La Cellule*, XXV).

1910. — Les cinèses de maturation dans les deux règnes. L'unité essentielle du processus méiotique (second mémoire). (*La cellule*, XXVI).

1891. Guignard. Nouvelles études sur la fécondation. (*Ann. des Sc. natur. Botanique*).

1899. — Sur la formation du pollen et la réduction chromatique dans le *Naias major*. (*Comptes rendus de l'Ac. des Sc. Paris. Janvier*).

1895. Häcker (V.). Uber die selbststandigkeit der väterlichen ùnd mütterlichen Kernsubstanz während der Embryonalentwicklung von *Cyclops brevicornis*. (*Arch. f. mikr. Anat.* XLVI).

1909. — Uber die Chromosenbildùng der Aulacanthiden. Zur kritik der Hypothese von der Parallel conjugation. (*Zool. Anz.*, XXXIV).

1896. Henneguy. Leçons sur la cellule. (*Paris.*)

1906. — Recherches sur la formation de l'œuf ectolécithe du *Distomum hepaticum*. (*Archiv. Anat. micr.* IX).

1898. Hof. Histologische Studien. (*Botan. Centralbl.* LXXV).

1901. Janssens. La Spermatogénèse chez les Tritons. (*La Cellule*, XIX).

1903. Janssens et Dumez. L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation des spermatocytes chez *Batrachoseps attenuatus* et *Pletodon cinereus*. (*La Cellule*, XX).

1904. Janssens et Elrington. L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation dans l'œuf de l'*Aphysia punctata*. (*La Cellule*, XXI).

1905. JANSSENS. L'évolution des auxocytes mâles du *Batrachoseps attenuatus.* (*La Cellule,* XXI).

1908. JANSSENS et WILLEMS. La spermatogénèse dans l'*Alytes obstetricans.* (*La Cellule,* XXV),

1909. JANSSENS. La théorie de la Chiasmatypie. Nouvelle interprétation des cinèses de maturation. (*La cellule,* XXV.)

1895. KORSCHELT (E.). Uber Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis.* (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* LX).

1903. KORSCHELT und HEIDER. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. (*Iena*).

1903. LE DANTEC (F.). Traité de Biologie. (*Paris*).

1907. MARÉCHAL (J.). Sur l'ovogénèse des Sélaciens et de quelques autres chordates. Premier mémoire : Morphologie de l'élément chromosomique dans l'ovocyte I chez les Sélaciens, les Téleostéens, les Tuniciers et l'*Amphioxus.* (*La Cellule,* XXIV).

1909. MATSCHEK (H.). Zur Kenntnis der Eireifung ùnd Eiablage bei Copepoden. (*Zool. Anz.* XXXIV).

1896. MEVES (F.). Uber die Entwicklung der männlichen geschlechtszellen von *Salamandra maculosa.* (*Arch. f. mikr. Anat.* XLVIII).

1907. — Die spermatocytenteilung bei der Honigbiene (*Apis mellifica*) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. (*Arch. f. mikr. Anat.* LXX).

1908. — Es gibt keine parallele konjugation der Chromosomen ! (*Arch. f. Zellforsch.* I).

1885. RABL (C.). Uber Zellteilung. (*Morpholog. Jahrb.* Bd 10).

1895. REINKE. Zellstudien II. (*Arch. f. mikr. Anat.* 44).

1905 SCHREINER (A.) und K. E. Uber die Entwicklung der männlichen geschlechtszellen von *Myxine glutinosa.* (*Arch. de Biologie,* XXI).

1906 [1]. — Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von *Tomopteris onisciformis.* (*Arch. Biolog.* XXII.).

1906 [2]. — Neue studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. II. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa, Spinax niger und Myxine glutinosa. (*Arch. Biolog.* XXII).

1906 [3]. — Neue studien, etc. III. Die Reifung der Geschlechtszellen von *Ophrytrocha puerilis.* (*Anat. Anz.* XXIX).

1887. VAN BENEDEN (Edouard). Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'*Ascaride mégalocéphale.* (*Bull. Ac. royale. Belgique*)

1900. Von Winiwarter. Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). (*Arch. de Biol.* XVII).

1909. Von Winiwarter et Sainmont. Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (Chat). (*Arch. de Biol.* XXIV).

EXPLICATION DES PLANCHES

Sauf indication contraire, tous les dessins ont été faits à l'aide du système optique suivant :

Objectif Zeiss Apochrom. 1.5 mm., n. A. 1.3.
Oculaire 12 comp.
Prisme de Malassez (Verick).
Papier sur la table de travail.
Grossissement = 3100 diamètres environ.

PLANCHE I

Mitose dans l'épiderme de Sabellaria.

Fig. 1. Prophase après la reconcentration de la substance chromosomique.
Fig. 2. Prophase, raccourcissement des anses spirémateuses disposées par paires.
Fig. 3. Fin de la prophase.
Fig. 4. Plaque équatoriale.
Fig. 5. Anaphase.
Fig. 6. Tassement polaire.
Fig. 8. Posttélophase.
Fig. 9. Jeune noyau en fer à cheval.
Fig. 10. Noyau quiescent.
Fig. 11. Etat quiescent, incomplet dans la région polaire.
Fig. 12. Noyau quiescent à l'état le plus fréquent dans l'épiderme.

PLANCHE II

Spermatogonies de Sabellaria.

Fig. 13. Coupe du testicule appendu au vaisseau sanguin du dissépiment. La coupe provient d'une section frontale de *Sabellaria* (obj. Zeiss Apochrom. 1.5 × oc. 6 comp.).
Fig. 14, 15. Même stade de la télophase.
Fig. 16. Ecartement des moitiés filamenteuses.
Fig. 17, 18, 19. Même processus conduisant à l'état quiescent.

PLANCHE III

Spermatogonies de Sabellaria.

Fig. 20. Etat quiescent complet.
Fig. 21-24. Prophase.
Fig. 25. Début de la métaphase.
Fig. 26. Télophase d'une spermatogonie de la 3e génération.
Fig. 27, 28, 29. Entrée à l'état quiescent complet.
Fig. 30 et 31. Etat quiescent moins différencié que dans la figure 29.
Fig. 32. Prophase.
Fig. 33. Télophase.

PLANCHE IV

Spermatogénèse de Sabellaria.

Fig. 34, 35, 36, 37. Entrée à l'état quiescent après la dernière mitose spermatogoniale.
Fig. 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46. Les différentes étapes de l'Anamitose.
Fig. 47. Anses pachytènes.
Fig. 48, 49, 50, 51, 52, 54, 55. Les premiers stades de l'accouplement des anses pachytènes.
Fig. 53. Section d'un noyau pachytène faite perpendiculairement à la direction des branches épaisses.

PLANCHE V

Spermatogénèse de Sabellaria *et de Lanice.*

Fig. 56, 57, 58. Aspects du noyau pendant l'accouplement des anses pachytènes.
Fig. 59, 60, 61, 62, 63, 64. Les anneaux de *Sabellaria.*
Fig. 65. Anaphase I.
Fig. 66, 67, 68. Autres aspects de l'anaphase I.
Fig. 69. Fin de l'anaphase I.
Fig. 70. Spermatocytes II pendant l'intermitose.
Fig. 71, 72. Spermatides.
Fig. 73. Spermatozoides de *Sabellaria.*
Fig. 74. Spermatogonie de *Lanice.*
Fig. 75. Dernière télophase spermatogoniale.
Fig. 76. Noyau leptotène.
Fig. 77, 78. Anamitose accompagné de synapsis.
Fig. 79. Noyau pachytène.
Fig. 80. Accouplement des anses pachytènes.

PLANCHE VI

Spermatogénèse de Lanice *et d'*Ophryotrocha.

Fig. 81. Accouplement des anses pachytènes.
Fig. 82. Les trois anneaux de *Lanice.*
Fig. 83. Anaphase I.
Fig. 84. Tassement polaire.
Fig. 85, 86. Télophase I.
Fig. 87, 88. Prophase II.
Fig. 89, 90. Spermatides.
Fig. 91, 92. Anaphase spermatogoniale d'*Ophryotrocha.*
Fig. 93. Spermatogonie d'*Ophryotrocha*, au repos.
Fig. 94. Noyau préleptotène.
Fig. 95. Synapsis.
Fig. 96. Synapsis incomplet.
Fig. 97. Noyau leptotène.
Fig. 98. Synapsis incomplet.
Fig. 99, 100. Anamitose.
Fig. 101, 102. Anses pachytènes.
Fig. 103. Fin de la prophase I.
Fig. 104, 105. Métaphase 1.
Fig. 106. Anaphase I.
Fig. 107. Prophase II.
Fig. 108. Métaphase II.
Fig. 109. *a*, *b*, *c*, Spermatides.
Fig. 110. Noyau pachytène dans l'ovocyte I.
Fig. 111, 112. Noyau de l'ovocyte I au début de la période d'accroissement.

PLANCHE VII

Ovogénèse de Sabellaria.

Fig. 113. Tassement polaire dans une mitose ovogoniale.
Fig. 114. Noyau préleptotène.
Fig. 115, 116, 117, 118. Noyaux leptotènes.
Fig. 119, 120. Anamitose sans synapsis.
Fig. 121, 122, 123, 124, 125, 126, 127, 128. Différents aspects du synapsis.
Fig. 129. Anses pachytènes.
Fig. 130, 131, 132. Détente des anses pachytènes et passage à la période de grand accroissement.

PLANCHE VIII

Ovogénèse de Sabellaria.

Fig. 133, 134. Noyaux au début de la période de grand accroissement.
Fig. 135. Pseudo-synapsis (obj. Zeiss. Apochrom. 1.5 × oc. 8 comp.).
Fig. 136. Noyau dictyé (obj. Zeiss. Apochrom. 1.5 × oc. 4 comp.).
Fig. 137. Fin de la période de grand accroissement (obj. Zeiss. Apochrom. 1.5 × oc. 18 comp.).
Fig. 138, 139. Même stade (obj. Zeiss. Apochrom. 1.5 × oc. 4 comp.)
Fig. 140, 141. Fin de la période d'accroissement, avant la reconcentration chromosomique (obj. Zeiss. Apochrom. 1.5 × oc. 4 comp.).
Fig. 142. Ovocyte au début de la fécondation (obj. Zeiss. Apochrom. 1.5 × oc. 4 comp.).
Fig. 143. Fragments de deux moitiés primaires subdivisées, à la fin de la période d'accroissement (obj. Zeiss. apochrom. 1.5 × oc. 4 comp.).

PLANCHE IX

Ovogénèse de Sabellaria.

Fig. 144. Début de la métaphase I.
Fig. 145. Métaphase I.
Fig. 146. Anaphase I.
Fig. 147, 148. Détails de la métaphase I.
Fig. 149. Formation du 1er globule polaire.
Fig. 150. Même stade. Huit dyades secondaires restent dans l'ovocyte II.

PLANCHE X

Ovogénèse de Sabellaria.

Fig. 151. Métaphase II.
Fig. 152. Anaphase II.
Fig. 153. Fin de l'Anaphase II.
Fig. 154. Sortie du second globule polaire.
Fig. 155. Anaphase de la 1re mitose somatique, consécutive à la fécondation (obj. Zeiss. Apochrom 1.5 × oc. 4 comp.).

[PLANCHE XI

Spermatogénèse de Fasciola.

Fig. 156. Post-telophase spermatogoniale.
Fig. 157, 158, 159. Etat quiescent.
Fig. 160, 161, 162. Prophase.
Fig. 163. Plaque équatoriale montrant les moitiés primaires subdivisées.
Fig. 164. Spermatocyte I au stade leptotène.
Fig. 165, 166. Anamitose.

Fig. 167, 168. Anses pachytènes.
Fig. 169. Ecartement des moitiés primaires dans les anses pachytènes.
Fig. 170, 171, 172. Dyades hétérotypiques.
Fig. 173, 174. Epithélium glandulaire du testicule (obj. Zeiss, apochrom. 1.5 × oc. 4 comp.).
Fig. 175. Cyste de spermatocytes I montrant leurs dyades hétérotypiques (obj. Zeiss. apochrom 1.5 × oc. 4 comp.).

PLANCHE XII

Spermatogénèse de Fasciola.

Fig. 176, 177. Raccourcissement des Dyades hétérotypiques.
Fig. 178, 179, 180, 181. Métaphase I.
Fig. 182, 183. Anaphase I.
Fig. 184, 185, 186, 187. Télophase I.
Fig. 188, 189, 190. Etat quiescent de l'intermitose.
Fig. 191. Métaphase II.
Fig. 192. Anaphase II.
Fig. 193. Télophase II.
Fig. 194, 195. Noyaux de spermatides, à l'état quiescent.

PLANCHE XIII

Ovogénèse de Fasciola.

Fig. 196. Noyau leptotène dans l'ovocyte I.
Fig. 197, 198, Anamitose.
Fig. 199, 200 et 201. Synapsis.
Fig. 202, 203, 205, 206. Préparation des dyades hétérotypiques.
Fig. 204. Ovocyte I dans la période d'accroissement.
Fig. 207. Noyau post-pachytène.
Fig. 208. Ovocyte dans la période d'accroissement (obj. Zeiss. apochrom. 1.5 × oc. 4 comp.).
Fig. 209. Ovocyte montrant les Dyades hétérotypiques dans son noyau et le spermatozoide dans son cytoplasme (même grossissement).
Fig. 210. Ovocyte I ; fin de la prophase (même grossissement).
Fig. 211 et 212 Ovocyte I ; métaphase (même grossissement).
Fig. 213. Ovule fécondé ; les deux pronuclei (même grossissement).

PLANCHE XIV

Schémas de l'Hétérotypie.

A. Fig. 214, 215, 216, 217, 218. L'Hétérotypie dans *Sabellaria* ♂, avec accouplement des anses pachytènes et formation d'anneaux ayant la valeur de deux dyades hétérotypiques.
Fig. 214. Deux anses pachytènes, l'une d'origine mâle, l'autre d'origine femelle.
Fig. 215. Allongement et torsion sur elles-mêmes des anses pachytènes.
Fig. 216. Accouplement des anses pachytènes.
Fig. 217. Anneau ayant la valeur des deux dyades hétérotypiques.
Fig. 218. Anaphase I (ou de la première mitose de maturation).
B. Fig. 219, 220, 221, 222, 223. L'Hétérotypie dans *Fasciola* ♂.
Fig. 219. Deux anses pachytènes, l'une d'origine mâle, l'autre d'origine femelle.
Fig. 220. Stade post-pachytène.
Fig. 221. Stade strepsitène.
Fig. 222. Deux dyades hétérotypiques dont chacune représente une anse pachytène contractée.
Fig. 223. Anaphase I.
C. Fig. 224, 225, 226, 227, 228. L'Hétérotypie dans *Sabellaria* ♀, avec synapsis, pendant l'anamitose.
Fig. 224. Deux anses pachytènes contractées dans la région antipolaire et opposées.

Fig. 225. Les deux chromoplastes gonomériques et les moitiés longitudinales primaires pendant le grand accroissement.

Fig. 226. Contraction polaire des moitiés primaires subdivisées, lors de la chute de l'ovocyte I dans l'eau de mer.

Fig. 227. Les dyades hétérotypiques montrant la subdivision ou seconde division longitudinale.

Fig. 228. Anaphase I montrant le partage dicentrique des dyades et la dissociation des moitiés primaires subdivisées du même côté du plan équatorial, pour une dyade donnée.

D. Fig. 229, 230, 231, 232, 233. L'Hétérotypie dans la conception de Schreiner, de Grégoire, etc., etc.

Fig. 229. Deux anses pachytènes résultant de la conjugaison parallèle de deux chromosomes somatiques ; l'un d'origine paternelle, l'autre d'origine maternelle.

Fig. 230. Dédoublement des anses pachytènes.

Fig. 231. Stade strepsitène.

Fig. 232. Deux dyades hétérotypiques dans la théorie de la conjugaison parallèle des chromosomes. Chaque dyade est bisexuée.

Fig. 233. Anaphase I montrant la dissociation dicentrique de chaque dyade, de telle sorte que les cytes II sont de race pure.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
5e Série, Tome IX, p. 177 à 206.
5 Décembre 1911

BIOSPEOLOGICA

XXIII (1)

ARANEAE ET OPILIONES

(TROISIÈME SÉRIE)

PAR

E. SIMON

TABLE DES MATIÈRES

Araneæ. LEPTONETIDAE. — *Leptoneta infuscata* E. Sim. (p. 178). — *L. crypticola* E. Sim. (p. 179). — *L. Jeanneli* E. Sim. (p. 179). — *L. Abeillei* E. Sim. (p. 180). — *L. convexa* E. Sim. (p. 181). — *Telema tenella* E. Sim. (p. 181).

PHOLCIDAE. — *Pholcus phalangioides* (Fuess.) (p. 181).

THERIDIIDAE. — *Robertus lividus* (Blackw.) (p. 181). — *R. Mazaurici* (E. Sim.). (p. 182).

ARGIOPIDAE. — LINYPHIINAE. — *Diplocephalus lusiscus* (E. Sim.) (p. 182). — *D. protuberans* (O. P. Cambr.) (p. 182). — *Dicymbium nigrum* (Blackw.) (p. 183). — *Microneta viaria* (Blackw.) (p. 183). — *Rhabdoria microps* n. sp. (p. 184). — *Oreonetides abnormis* (Blackw.) (p. 184). — Genus *Lessertia* (p. 185). — *Lessertia dentichelis* (E. Sim.) (p. 185). — *Porrhomma Proserpina* E. Sim. (p. 186). — Genus *Anthrobia* (p. 186). — *Anthrobia. europæa* n. sp. (p. 187). — *Lephthyphantes leprosus* (Ohl.) (p. 187). — *L. pallidus* (O. P. Cambr.) (p. 188). — *L. numida* n. sp. (p. 188). — *Taranucnus Orphæus* E. Sim. (p. 190). — *T. Marqueti* E. Sim. (p. 190). — Genus *Troglohyphantes* (p. 191). — *Troglohyphantes pyrenæus* (p. 191). — *T. p. anophthalmus* s. sp. n. (p. 192). — *T. p. cantabricus* s. sp. n. (p. 193). — *T. nyctalops* n. sp. (p. 194).

TETRAGNATHINAE. — *Meta Menardi* (Latr.) (p. 195). — *M. Merianæ* (Scopoli) (p. 196). — *Nesticus cellulanus* (Clerck.) (p. 196). — *N. eremita* E. Sim. (p. 197).

AGELENIDAE. — *Tegenaria pagana* C. Koch. (p. 198). — *Chorizomma subterraneum* E. Sim. (p. 198). — *Iberina Mazarredoi* E. Sim. (p. 198).

Opiliones. PHALANGODIDAE. — *Phalangodes terricola* E. Sim. (p. 199). — *Ph. Querilhaci* (Lucas) (p. 199). — *Ph. Lespesi* (Lucas) (p. 199). — *Ph. Lucasi* E. Sim. (p. 200). — *Ph. cæcus* n. sp. (p. 200).

PHALANGIIDAE. — *Gyas titanus* E. Sim. (p. 202).

ISCHYROPSALIDAE. — *Ischyropsalis pyrenæa* E. Sim. (p. 203). — *I. luteipes* E. Sim. (p. 203). — *I. nodifera* E. Sim. (p. 203).

NEMASTOMATIDAE. — *Sabacon paradoxas* E. Sim. (p. 204). — *Nemastoma baccillifcrum* E. Sim. (p. 204). — *N. pyrenæum* E. Sim. (p. 205). — *N. sexmucronatum* n. sp. (p. 205).

TROGULIDAE. — *Amopaum Sorenseni* (Thor.) (p. 206).

(1) Voir pour BIOSPEOLOGICA I à XXII, ces ARCHIVES, tome VI, VII, VIII et IX, de la 4e série et tome I, II, IV, V, VI, VII et VIII de la 5e série.

Ordo ARANEAE

Familia **LEPTONETIDAE**

1. — Leptoneta infuscata E. Simon.

a. — Forme sublucicole

Départ. de l'Ariège (*France*). — Grotte inférieure du Queire, canton de Massat (17 septembre 1909) nº 299.

Départ. de la Haute-Garonne (*France*). — Grotte de Gourgue, près Arbas (20 juin 1908) nº 229.

b. Forme lucifuge (*L. Minos*)

Départ. des Pyrénées-Orientales (*France*). — Grotte de Corbère, canton de Millas (9 septembre 1908) nº 246.

Départ. de l'Aude (*France*). — Grotte de la Guiraudasso, près Soulatge (18 juin 1909) nº 272.

Départ. de l'Ariège (*France*). — Grotte de la Garosse, près Labastide-de-Sérou (15 août 1908) nº 225.

Grotte de Malarnaud, près Labastide-de-Sérou (13 septembre 1909) nº 292.

Grotte de Sabart, près Tarascon-sur-Ariège (21 septembre 1908), nº 242.

Grotte de Niaux, près Tarascon-sur-Ariège (12 septembre 1909) nº 291.

Grotte du Portel, près Loubens (février 1908) nº 217.

Grotte d'Enlenne, près Montesquieu-Avantès, canton de Saint-Lizier (23 septembre 1909) nº 306.

Grotte de Hount-Santo, près Ustou, canton d'Oust (19 septembre 1909) nº 302.

Provincia de Barcelona (*Espagne*). — Cueva del Salitre, près Collbató (20 octobre 1909) nº 328.

Provincia de Oviedo (*Espagne*). — Cueva de la Loja, près Buelles (14 avril 1909) nº 263.

Cette espèce, la plus répandue dans toute la partie orientale de la chaîne des Pyrénées, est très variable au point de vue de son adaptation à la vie souterraine ; il serait intéressant de rechercher si des conditions spéciales dans les grottes où elle a été observée, ne correspondraient pas à ces modifications de structure.

L. infuscata de la grotte de Gourgue (Haute-Garonne) (1) et de la grotte inférieure de Queire (Ariège) ne diffèrent en rien de celles que l'on trouve sous les grosses pierres et dans les détritus, même dans la région maritime à Banyuls.

Celle de la grotte de Corbère (Pyrénées-Orientales) et celle de la grotte de Salitre (province de Barcelonne) diffèrent au contraire de celles des grottes de l'Ariège par leurs deux groupes oculaires plus largement séparés l'un de l'autre (leur intervalle ayant presque deux fois le diamètre des latéraux antérieurs) indiquant un degré plus avancé dans l'adaptation à la vie exclusivement lucifuge.

2. — **Leptoneta crypticola** E. Simon.

In Arch. expér. (sér. 4) VI, 1897 p. 539.

Départ. des Alpes-Maritimes (*France*). — Baoumo dou Cat, près Daluis, canton de Guillaumes (14 février 1908) nº 211.

Cette espèce, fort voisine de *L. infuscata*, est jusqu'ici propre aux Alpes-Maritimes ; nous l'avons découverte autrefois à Saint-Martin Vérubie, sous de très grosses pierres et nous l'avons indiquée dans la première série de Biospeologica p. 529 de deux grottes l'une près d'Aspremont, l'autre près de Sospel.

3. — **Leptoneta Jeanneli** E. Simon.

In Arch. expér. (sér. 4) VI, 1907, p. 538.

Départ. des Hautes-Pyrénées (*France*) — Grotte de Gargas, près Tibiran (30 août 1908) nº 240.

(1) Station la plus occidentale de l'espèce.

Jusqu'ici spécial à la grotte de Gargas (Hautes-Pyrénées), où il a été découvert en 1905, retrouvé le 20 août 1907, et le 30 août 1908.

4. — **Leptoneta Abeillei** E. Simon.

In : Ann. soc. ent. Fr., 1882, p. 201.

Départ. du Gard (*France*). — Grotte de Tharaux, canton de Barjac (26 août 1909) nº 275.

Grotte du Serre de Barri de Ferreol, près Saint-Privat de Champelos, canton de Barjac (26 août 1909), nº 277.

Départ. de l'Ardèche (*France*). — Grotte du Château d'Ebbou, près Vallon (29 août 1909), nº 280.

Espèce dominante dans toutes les grottes de l'Ardèche et du Gard (1).

5. — **Leptoneta convexa** E. Simon.

In : Ann. soc. ent. Fr., 1872, p. 479, tab. 14 ff. 11-14.

Départ. de l'Ariège (*France*). — Grotte de Moulis, canton de Saint-Girons (15 septembre 1909) nº 294.

Grotte de Liqué, près de Moulis, canton de Saint-Girons (15 septembre 1909) nº 295.

Découverte par Ch. de la Brûlerie, dans la grotte de Peyort, près Prat (Ariège), cette espèce n'avait pas été revue depuis. Elle est bien caractérisée, rappelant un peu *L. microphthalma* E. Simon par sa forte taille et ses pattes antérieures armées d'épines ; cependant plus voisine de *L. olivacea* E. Sim. (du Var) Elle en diffère surtout par les fémurs antérieurs pourvus en dessus de deux épines dorsales, l'une subbasilaire, l'autre submédiane (au lieu de 3 ou 4 épines dorsales inégalement espacées), par ses yeux médians antérieurs, vus en avant sous

(1) Nous avons reçu du Gard une espèce voisine encore inédite :

L. TRABUCENSIS, sp. nov. — ♂. A *L. Abeillei* E. Simon, cui affinis est, differt imprimis oculorum areis binis spatio oculo laterali antico saltem duplo majore inter se distantibus, maris processu exteriore tarso longiore, antice directo, spina valida dentiformi, subpellucida, sed apice acuta et minute incurva, armato. — Gard : grotte de Trabuc, près Mialet (Mazauric).

un fort grossissement, très étroitement disjoints (étroitement connés chez *L. olivacea*), par son bulbe globuleux plus gros, la saillie externe du tarse plus grosse, presque cylindrique, mais atténuée et un peu arquée en avant à la pointe, surmontée d'une épine robuste, un peu aplatie, mais effilée à l'extrémité, dirigée en avant et aussi longue que la pointe tarsale (parfois vue en avant divisée en deux fines épines parallèles).

6. — **Telema tenella** E. Simon.

In : Ann. soc. ent. Fr., 1882, p. 205.

Départ. Pyrénées-Orientales (*France*). — Grotte de Sainte-Marie à La Preste (22 mai 1908) nº 220 et (10 décembre 1908) nº 253.

Nous avons découvert cette espèce en 1881 dans une autre grotte voisine de La Preste dite grotte du Brichot où elle paraît beaucoup plus commune que dans la grotte Sainte-Marie, nous l'avons reçue aussi de la grotte d'El Peich, près Ria (Pyrénées-Orientales), par le Dr Chobaut.

Familia **PHOLCIDAE**

7. — **Pholcus phalangioides** (Fuesslin).

Provincia de Barcelona (*Espagne*). — Cueva de Puntagrossa, près Sitjes (29 octobre 1909) nº 327.

Provincia de Oviedo (*Espagne*). — Cueva de la Loja, près Buelles (14 juin 1909) nº 263.

Familia **THERIDIIDAE**

Genus **ROBERTUS** O. P. Cambridge.

Pedanostethus E. Simon (1884)

8. — **Robertus lividus** (Blackwall).

Pédanostethus lividus E. Simon, in Biospeol. 2e sér., p. 54.

Départ. de l'Ariège (*France*). — Grotte de Bedeilhac, canton de Tarascon-sur-Ariège (février 1908) nº 215 ;

Départ. de l'Ardèche (*France*). — Grotte du Lautaret, près Labégude (28 août 1909) n° 278.

Sans doute accidentel dans ces grottes.

9. — **Robertus Mazaurici** (E. Simon).

Pedanostethus M. E. Simon, in Bull. soc. ent. Fr., 1901, p. 238.

Départ. du Gard (*France*). — Grotte de Tharaux, canton de Barjac (26 août 1909) n° 275.

Espèce découverte par M. Mazauric, dans la grotte de Trubuc, près Miolet (Gard), et retrouvée depuis par le Dr Chobaut dans la grotte de Tharaux.

Familia **ARGIOPIDAE**

Subfamilia **Linyphiinae**

10. — **Diplocephalus lusiscus** (E. Simon).

(Pour la synonymie cf. 1re sér., p. 541).

Départ. des Hautes-Pyrénées (*France*). — Grotte de Gargas, près Tibiran (30 août 1908), n° 240.

Découvert par Ch. de la Brûlerie dans les grottes de l'Ariège ; nous l'avions déjà indiqué (1re série, p. 541) de la grotte de Gargas. Se trouve aussi dans les Basses-Pyrénées, M. H. Brolemann l'a observée dans la grotte de Harmoukou, près Ahusquy.

11. — **Diplocephalus protuberans** (O. P. Cambridge).

Erigone p. O. P. Cambridge, in Pr. Zool. Soc. Lond. 1875, p. 218, tab. 29, f. 24.
Plaesiocraerus p. E. Simon, Ar. Fr. V, p. 757, ff. 649-652.

Départ. de l'Ariège (*France*). — Rivière souterraine de Vernajouls, près de Foix (2 novembre 1908) n° 244.

Cette espèce se trouve habituellement dans les mousses humides des bois de conifères, aussi bien dans les Alpes que dans les Pyrénées (Ariège, Hautes-Pyrénées) ; elle n'a été rencontrée que fortuitement dans une cavité souterraine.

D. protuberans est très voisin de *D. lusiscus*, qui est par contre exclusivement cavernicole.

12. (?) — **Dicymbium nigrum** (Blackwall).

Départ. du Gard (*France*). — Spelunque de Dions, canton de Saint-Chapte (2 septembre 1909) n° 288.

Départ. de l'Aveyron (*France*). — Caves de Matharel à Tournemire (19 avril 1909) n° 258.

Espèce commune dans presque toute l'Europe, dans les détritus humides et au bord de l'eau, très probablement accidentelle dans ces grottes.

La détermination n'est pas absolument certaine, les individus recueillis étant tous des femelles.

13. — **Microneta viaria** (Blackwall).

Provincia de Oviedo (*Espagne*). — Trou de la Peña Melliera, près Pañes (17 août 1909) n° 316.

Espèce très commune dans les feuilles sèches des bois ; très probablement accidentelle dans la grotte.

Genus **RHABDORIA** J. E. Hull

In : Trans. Nat. Hist. Northumb. etc. (n. Ser.) III, 1910, p. 583.
Sintula E. Simon (ad part. *S. dilutus* et *succinus*).

Le genre *Rhabdoria* a été créé récemment par M. J. E. Hull au dépens du genre *Sintula* E. Simon.

Il a pour type le *S. dilutus* (Cambridge) et renferme aussi le *S. succinus* E. Simon, encore mieux caractérisé par ses yeux postérieurs en ligne très fortement procurvée.

Il faut lui ajouter une espèce cavernicole de l'Ariège.

14. — **Rhabdoria microps**, sp. nov.

♂ long. 1 mm. Omnino albido-testacea, cephalothorace haud marginato. Oculi parvi, tenuissime nigro-cincti, postici, superne visi, in lineam sat procurvam, medii longi et leviter obliqui, spatio diametro oculo saltem duplo latiore inter se distantes. Oculi antici, antice visi, in lineam subrectam, medii minutissimi punctiformes inter se contigui a lateralibus sat late distantes. Pedes-maxillares fere ut in *R. diluta* sed tarso bulboque majoribus.

Très voisin de *R. diluta* (O. P. Cambridge) dont il diffère surtout par le céphalothorax entièrement blanc, sans ligne obscure marginale, le sternum également blanc, les yeux beaucoup plus petits et plus espacés, les médians antérieurs largement séparés des latéraux, les médians postérieurs allongés et obliques, le tarse et le bulbe de la patte-mâchoire plus gros.

Départ. de l'Ariège (*France*). — Grotte de Malarnaud, près Montseron, canton de Labastide-de-Sérou (13 septembre 1909) n° 292.

15. — **Oreonetides abnormis** (Blackwall).

Neriene abnormis Bl. 1841, et Sp. Gr. Br. II, p. 286, tab. 19, f. 200.
Erigone spelaea E. Simon, in Ann. Soc. ent. Fr., 1873, p. 474, tab. 14, ff 8-9.
Linyphia linguata O. P. Cambridge, in Tr. Linn. Soc. Lond., XXVIII, 1872, p. 537, tab. 46, f. 8, ♀
Neriene Douglasi O. P. Cambridge, in Ann. Mag. Nat. Hist. (4) XVI, 1879, p. 247, tab. 8, f. 5.
Tmeticus abnormis E. Simon, Ar. Fr. V, p. 236, ff. 160-162.

Départ. de l'Ariège (*France*). — Grotte des Neuf-Fonts, près Aulus (18 septembre 1909) n° 300.

Trouvé dans la même grotte en 1872 par Ch. de la Brûlerie.

O. abnormis est accidentellement cavernicole; il habite le plus souvent dans les forêts sous les grosses souches humides.

Genus **LESSERTIA**

Le genre *Tmeticus*, tel que nous l'avons admis dans les *Arachnides de France*, a été d'abord divisé par le professeur F. Dahl en deux genres qui paraissent naturels, *Centromerus* et *Macrargus*, et ensuite, surtout par les auteurs anglais, en un grand nombre de genres et de sous-genres sur la valeur desquels nous ne sommes pas encore fixés et que nous n'admettons que provisoirement, tels sont les deux genres *Lessertia* F. P. Smith et *Oreonetides* Strand.

Le genre *Tmeticus*, sensu stricto, ayant pour type *T. leptocaulis* Menge (*Neriene affinis* Blackwall, *Anglia Haucockii* F. P. Smith) jusqu'ici étranger à la France et comprenant aussi l'*Erigone graminicola* Sundevall, est plus voisin des *Œdothorax* et des *Erigone* que des *Linyphia*.

16. — **Lessertia dentichelis** (E. Simon)

Tmeticus dentichelis E. Simon, Ar. Fr. V, 1884, p. 390, ff. 167-169.
Macrargus simplex Fr. Cambridge, in Ann. Mag. N. H. (6) X, 1892, p. 383, tab. 20, f. 5 A. B. C. D. E. F. G.

Départ. de l'Ardèche (*France*). — Grotte du Lautaret, près Labégude, canton d'Aubenas (28 août 1909) nº 278.

Baoumo de Vogüé, canton de Villeneuve-de-Berg (28 août 1909) nº 279.

Départ. du Gard (*France*). — Baoumo de las Fadas, près Tharaux, canton de Barjac (26 août 1909) nº 276.

Départ. de l'Ariège (*France*). — Ruisseau souterrain d'Aulot, canton de Saint-Girons (14 septembre 1909) nº 293 (en grand nombre).

Nous l'avions trouvé antérieurement en grand nombre dans une petite grotte de l'Ardèche, sur la route de Vallon à Pont d'Arc.

L. dentichelis est accidentellement cavernicole, il est bien plutôt lucifuge ; à Paris même où il a été trouvé récemment

il est représenté par la forme type sublucicole et par une forme lucifuge plus petite et moins colorée correspondant au *Tmeticus simplex* Fr. Cambridge (Cf. à ce sujet, L. Berland, in Archiv. Zool. exper., 1911 (5), VI, Notes et Revue, nº 3, p. CXIV).

17. — **Porrhomma Proserpina** E. Simon.

Dép. de l'Ariège (*France*). — Rivière souterraine de Vernajouls, près Foix (2 novembre 1908) nº 244.

Grotte de Neuf-Fonts, près Aulus (18 septembre 1909) nº 300.

Commun dans les grottes de l'Ariège et des Hautes-Pyrénées aussi dans celles du Nord de l'Espagne.

Déjà cité dans la première série, p. 541 et dans la deuxième série, p. 57.

Genus **ANTHROBIA** Tellkampf

Le genre *Anthrobia* a été proposé en 1844 par Tellkampf pour une très petite araignée incolore et aveugle, de la grotte du Mammouth, en Kenntuky, dans l'Amérique du Nord, qui, à part l'oblitération complète des yeux, est assez voisine des *Cryptocleptes* et des *Porrhomma*.

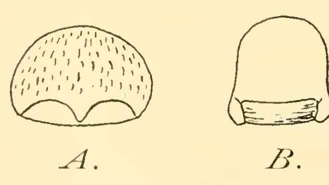


Fig. 1. — A. *Anthrobia europaea* E. Simon plaque génitale. B. *A. mammouthia* Tellk. id.

Je rapporte au même genre, une espèce de même taille et de même faciès, trouvée récemment dans une grotte des Alpes-Maritimes, découverte des plus intéressantes au point de vue de la géographie zoologique.

Anthrobia europaea est très voisin d'*A. mammouthia* Tellkampf ; l'épigyne est cependant différent, celui d'*A. mammouthia* présente en avant une dépression testacée mal définie, mais limitée en arrière par une pièce transverse et parallèle, chitinisée brun-rouge ; celui d'*A. europaea* offre un gros tuber-

cule bas, fauve et pileux, semicirculaire, creusé sur sa face postérieure d'une fossette transverse étroite, échancrée à son bord supérieur par une avance triangulaire du rebord et renfermant une petite pièce transverse fauve et lisse (1).

18. — **Anthrobia europaea**, sp. nov.

♂ long. 1 mm. — Cephalothorax sternumque laevia et nitida, pallide fulvo-rufescentia. Chelae fulvo-rufulae. Abdomen albido testaceum. Pedes albicantes subpellucentes. Pedum-maxillarium patella convexa, apice conica, seta spiniformi, articulo paulo longiore et antice directa, munita, tibia patella saltem aequilonga, paulo latior, superne fere plana, tarsus superne rotundus haud prominulus, bulbus maximus et complicatus. — ♀ tuberculum genitale ovale, convexum et pilosum, fovea transversa, ad marginem superiorem breviter excisa et plagulam parvam, transversam, fulvam et nitidam, includente, postice impressum.

Départ. des Alpes-Maritimes (*France*). — Baoumo dou Cat, près Daluis, canton de Guillaumes (14 février 1908) n° 211.

Cette espèce nous avait été envoyée antérieurement de la même grotte par M. H. Sainte-Claire Deville.

19. — **Lephthyphantes leprosus** (Ohlert).

(Pour la synonymie cf. Biospel. 1re sér., p. 542).

Départ. de l'Ariège (*France*). — Grotte d'Aubert, près Moulis, canton de Saint-Girons (16 septembre 1909) n° 297.

Nous l'avons indiqué dans la première série d'une grotte des Hautes-Pyrénées et dans la seconde série d'une grotte des Pyrénées-Orientales.

(1) Pour *Anthrobia mammouthia* Tellk. cf. Emerton, in Amer. Nat., 1875, p. 288 et Keyserling in Verh. z. b. g. Wien, XII 1862.

Cette espèce et la suivante sont plutôt lucifuges que cavernicoles.

20. — **Lephthyphantes pallidus** (O. P. Cambridge).
(Pour la synonymie Cf. Biospel. 1[re] sér. p. 542).

Départ. du Lot (*France*). — Gouffre de Padirac, canton de Gramat (4 novembre 1908) n° 245.

21. — **Lephthyphantes numida,** sp. nov.

♂ ♀ long. 1,8 mm. à 2,5 mm. — Cephalothorax pallidus non marginatus. Oculi postici parvi aequi, in lineam levissime procurvam, medii a lateralibus quam inter se paulo remotiores. Oculi medii antici minutissimi, nigri et contigui, a lateralibus late distantes. Area oculorum mediorum saltem haud latior postice quam longior. Sternum convexum, laeve, leviter olivaceum. Abdomen albidum. Pedes longi et tenues, pallidi, aculeis setiformibus dorsalibus femorum patellarum et tibiarum longissimis, tibia 1[i] paris aculeo setiformi inferiore munita. Pedes-maxillares maris patella parva, seta spiniformi valida et longissima munita, tibia patella circiter aequilonga, apice oblique truncata cum angulo interiore obtuse prominulo, tarso convexo, bulbo magno complicato.

♂ long. 1,8 mm. Céphalothorax blanchâtre testacé sans ligne marginale. Yeux postérieurs en ligne presque droite (très légèrement procurvée), petits, égaux, blancs, très finement liserés de noir, intervalle des médians au moins de moitié plus large que leur diamètre, celui des latéraux plus que double. Yeux antérieurs, vus en avant, en ligne droite, les médians très petits punctiformes et contigus, placés sur une petite tache noire transverse, les latéraux plus de deux fois plus gros, leur intervalle aux médians au moins double de leur diamètre. Yeux médians en trapèze aussi long que large en arrière. Sternum convexe, lisse, fauve testacé pâle un peu olivâtre. Abdomen blanc testacé. Pattes fines et longues, blanc testacé ; fémurs des

deux premières paires offrant un crin spiniforme dorsal, plus long à la première paire et un interne plus petit, les autres fémurs mutiques, tous pourvus en dessous, au bord externe de quelques longs poils fins dressés, sériés ; crins spiniformes dressés des patellas et tibias très longs, surtout aux paires postérieures (ou le basilaire du tibia a au moins quatre fois le diamètre de l'article) ; tibia de la première paire offrant de plus un crin spiniforme interne et un inférieur situé au delà du milieu ; métatarses antérieurs n'offrant qu'un seul crin dressé situé dans la moitié basale. Patte-mâchoire fauve testacé pâle avec la base du tarse et le bulbe brun rougeâtre ; patella petite, convexe, pourvue en dessus à l'extrémité d'un fort crin spiniforme, courbe et effilé, plus de trois fois plus long que l'article ; tibia au moins aussi long que la patella, un peu plus large, son crin dressé fin, court, peu distinct, vu en dessus légèrement aplani, obliquement tronqué à l'extrémité avec l'angle interne brièvement prolongé conique et un peu relevé ; tarse, vu de profil, assez convexe arrondi en dessus ; bulbe gros et complexe, branche antérieure du paracymbium relevée verticalement, un peu épaissie à l'extrémité et tronquée avec l'angle postérieur aigu, l'antérieur prolongé, épaissi cylindrique obtus et arqué en avant.

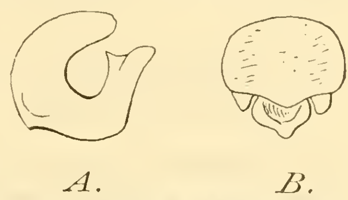


Fig. 2.— *Lephthyphantes numida* E. Simon. A. Paracymbium vu de profil.— B. Tubercule génital de la femelle.

♀ long. 2 à 2,5 mm. Yeux postérieurs en ligne très légèrement procurvée, les médians un peu ovales. Groupe des yeux médians un peu plus long que large. Tubercule génital brun rougeâtre, pileux, convexe semicirculaire, plus large que long, avec le bord postérieur légèrement courbe, sa face postérieure creusée en fossette transverse renfermant une pièce médiane assez grande en forme de trèfle obtus, fovéolée et rebordée, et de chaque côté une petite saillie noire obtuse.

Province de Constantine (*Algérie*). — Grotte de l'Hôtel de Paris à Constantine (1 février 1908) nº 213.

L. numida est voisin d'un autre *Lephthyphantes* cavernicole d'Algérie que nous avons décrit dans la deuxième série de Biospeleogica p. 59, sous le nom de *L. cirtensis*.

Il en diffère cependant par deux caractères exceptionnels dans le genre et auxquels les auteurs ont parfois donné une valeur générique, dans ce groupe si nombreux et si compact des *Linyphiinae* lucifuges ; les yeux postérieurs du *L. numida* sont en effet (surtout chez la femelle) en ligne légèrement procurvée et le trapèze de ses yeux médians est au moins aussi long que large, rappelant celui des *Porrhomma*, tandis que les yeux du *L. cirtensis* sont normaux, ressemblant à ceux du *L. pallidus*.

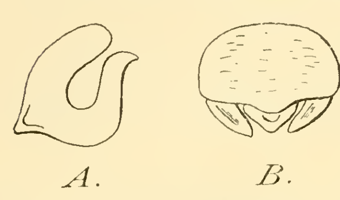


Fig. 3. — *Lephthyphantes cirtensis* A. Paracymbium vu par la face externe.— B. Tubercule génital de la femelle.

22. — **Taranucnus Orphaeus** E. Simon.

Départ. de l'Ariège (*France*). — Grotte de Capètes, près Freychenet (15 mai 1908) nº 218.

Nous l'avons indiqué de la même grotte dans la deuxième série, p. 60.

23. — **Taranucnus Marqueti** E. Simon.

Départ. de *l'Ariège* (*France*). — Grotte de Moulis, canton de Saint-Girons (15 septembre 1909) nº 294.

Grotte d'Aubert, canton de Saint-Girons (16 septembre 1909) nº 297.

Départ. des Basses-Pyrénées. Grotte d'Istaürdy à Ahusquy (23 août 1908) nº 238.

Genus **TROGLOHYPHANTES** Joseph.

Le *Troglohyphantes pyrenaeus* a été découvert pour ainsi dire successivement, MM. Racovitza et Jeannel n'ont trouvé en 1906 que de jeunes individus de cette remarquable espèce dans la grotte d'Oxybar, Basses-Pyrénées (1re série, Ar. p. 543) ; en 1907, ils ont découvert dans la même grotte la femelle adulte (2e sér. Ar. p. 61) ; enfin en 1908-1909, ils ont été assez heureux pour mettre la main sur les deux sexes adultes dans une autre grotte des Basses-Pyrénées, celle de Lecenoby près Aussurucq, et en Espagne, dans la grotte de Santian, province de Santander, mais les individus d'Espagne diffèrent des autres par l'oblitération complète des yeux ; dans d'autres grottes de la province de Santander les mêmes explorateurs ont observés deux autres *Troglohyphantes* différant du *pyrenaeus* par le plus grand développement des yeux, le *T. nyctalops* est sans aucun doute spécifiquement distinct, l'autre est si voisin du *T. pyrenaeus* qu'il nous est impossible d'y voir autre chose qu'une forme de la même espèce moins avancée dans son adaptation à la vie lucifuge, différant du type par les yeux plus gros et moins espacés, les latéraux de chaque côté connés, et le moindre allongement de certaines parties, notamment du tibia de la patte-mâchoire. Ce *T. cantabricus* serait au *T. pyrenaeus* ce que *Leptoneta infuscata* est au *Leptoneta Minos*.

Mais il est très curieux que les grottes de la province de Santander fournissent deux stades dont le chaînon intermédiaire n'existe qu'en France, l'un très avancé et complètement aveugle dans la grotte de Santien, l'autre au contraire moins avancé et fortement oculé dans celles d'Altamira et de Hornos de la Peña.

24. — **Troglohyphantes pyrenæus** E. Simon.

Biospeol. 1re Sér. 1907, p. 543 — *ibid* 2e Sér. 1910, p. 61.

♂ long. 5,5 mm.— Bandeau plus large, oblique. Patte-mâchoire fauve rougeâtre, rembrunie à l'extrémité ; fémur assez long,

cylindrique, à peine élargi vers l'extrémité et un peu courbe ; patella convexe, abaissée en avant, pourvue en dessus de deux longs crins dressés courbes, un apical et un antérieur plus fort et plus long ; tibia, vu de profil, très convexe en dessous à la base, aplani en dessus, mais graduellement élevé en avant sur la base du tarse, vu en dessus pourvu d'une apophyse interne submédiane perpendiculaire, cylindrique, un peu plus courte que son diamètre ; tarse très gros, vu en dessus, sa base brusquement rétrécie en processus convexe court et tronqué carrément avec les angles très légèrement saillants coniques, vu par la face externe pourvu en dessus de deux grosses saillies courtes et mamiformes égales, l'antérieure arrondie subglobuleuse, la postérieure un peu conique et surmontée d'un très petit calus noir, leur intervalle marqué d'une sorte de côte oblique ; bulbe très volumineux et complexe.

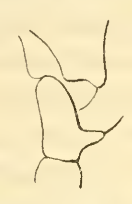


Fig. 4. — *Troglohyphantes pyrenaeus* E. Simon.— Tibia de la patte-mâchoire vu en dessus.

Départ. des Basses-Pyrénées (*France*). — Grande grotte de Lecenoby à Aussurucq (20 août 1908) nº 237.

Nota. *T. pyrenaeus* ressemble beaucoup au *T. microphthalmus* Joseph des grottes de Carniole, au point que la femelle est presque semblable ; il en diffère par la patte-mâchoire du mâle. Celle de *T. microphthalmus* a une patella très convexe et vue en dessus plus ovale, un tibia plus court et plus atténué à la base en forme de cou, *sans apophyse médiane* interne, mais saillant à l'angle supéro-externe et tronqué avec l'angle interne presque droit, l'angle externe prolongé par une pointe grêle aiguë et recourbée.

25. — **T. pyrenæus anophthalmus**, subsp. nova.

A typo differt cephalothorace anophthalmo oculis carente.

Provincia de Santander (*Espagne*). — Grotte de Santian, près Puente de Arce (11 août 1908) nº 248 et (17 avril 1909) nº 265.

26. — **T. pyrenæus cantabricus,** subsp. nova.

♂ ♀ long. 5,6 mm. Cephalothorax, sternum pedesque fulvo-rufescentia, abdomen obscure cinereo-testaceum concolor. Oculi octo, postici mediocres in lineam recurvam, medii lateralibus vix minores et inter se quam a lateralibus vix remotiores. Oculi antici in lineam recurvam, medii nigri minutissimi inter se contigui a lateralibus late distantes. Area mediorum aeque latior postice quam longior. Oculi laterales utrinque contigui.

♀ 6 mm. Céphalothorax ovale, fauve rougeâtre un peu plus foncé dans la région clypeale, partie céphalique légèrement convexe, obtuse. Yeux postérieurs, vus en dessus, en ligne récurvée, médiocres et presque équidistants, les médians à peine plus petits et à peine plus séparés que les latéraux, leur intervalle environ double de leur diamètre. Yeux antérieurs, vus en avant, en ligne récurvée, les médians noirs plus petits, étroitement connés mais largement séparés des latéraux. Trapèze des yeux médians aussi large que long et plus de deux fois plus large en arrière qu'en avant. Yeux latéraux de chaque côté contigu. Bandeau beaucoup plus large que l'aire oculaire, légèrement concave au-dessous des yeux, puis un peu convexe. Sternum fauve testacé très pâle, très finement, à peine distinctement, chagriné brillant, parsemé de longs crins fins espacés. Chélicères et pièces buccales fauve-rouge plus foncé. Abdomen ovale, acuminé en arrière, gris-fauve obscur concolore, parsemé de poils longs et fins, blanchâtres, mêlés de poils noirs plus courts. Pattes fauve rougeâtre, très longues, garnies de poils courts mais avec les crins spiniformes dressés des patellas et tibias très longs, fémurs antérieurs pourvus d'une épine dorsale située dans la moitié basale et d'une interne subapicale plus longue.



Fig. 5. — *Trogl. pyrenaeus cantabricus* E. Simon. — Tibia de la patte-mâchoire vu en dessus.

♂ Bandeau plus large, yeux postérieurs un peu plus petits. Patte-mâchoire comme chez *T. pyrenaeus* seulement tibia vu en dessus un peu plus court, son apophyse interne cylindrique un peu plus épaisse et au moins aussi longue que le diamètre de l'article.

Provincia de Santander (*Espagne*). — Cueva de Altamira, à Santillana del mar (26 août 1909) nº 321.

Cueva de Hornos de la Peña, à San Felice de Buelna (20 avril 1909) nº 268 et (11 août 1909) nº 320.

27. — **Troglohyphantes nyctalops,** sp. nov.

♀ long. 5 mm. Omnino pallide fulvo-testaceus. Oculi octo, minutissimi, quatuor postici in lineam leviter recurvam, inter se fere aequidistantes, spatiis interocularibus oculis plus triplo latioribus, medii lateralibus vix minores, oculi antici in lineam magis recurvam, medii nigri punctiformes, inter se contigui a lateralibus latissime distantes. Area mediorum longior quam latior. Oculi laterales utrinque disjuncti. Tuberculum genitale rufulum, maximum, ovato transversum, convexum, postice foveola, septo late triquetro omnino divisa, impressum.

♀ long. 5 mm. Céphalothorax, sternum et pattes fauve testacé très pâle, lisses. Yeux postérieurs blancs, très finement liserés de noir, très petits, en ligne un peu récurvée, presque équidistants, leurs intervalles ayant plus de trois fois leur diamètre, les médians à peine plus petits que les latéraux. Yeux antérieurs en ligne plus fortement récurvée, les médians plus petits noirs et connés, leur intervalle aux latéraux ayant au moins quatre fois leur diamètre. Groupe des yeux médians plus long que large et plus de deux fois plus étroit en avant qu'en arrière. Yeux latéraux, de chaque côté disjoints au moins de leur diamètre. Bandeau plus large que l'aire oculaire, incliné et oblique, mais presque plan. Chélicères, pièces buccales et pattes-

mâchoires fauve rougeâtre, un peu plus foncé que le céphalothorax. Abdomen ovale, blanc testacé, garni de poils très fins. Pattes longues, épines sétiformes dorsales des patellas et tibias très longues. Tubercule génital rougeâtre, lisse et pileux, très gros et très convexe, vu en dessus semi-circulaire transverse presque aussi large que l'épigastre, vu par la face postérieure creusé d'une grande fossette membraneuse un peu trapezoïde, divisée jusqu'à la base par une avance du bord supérieur, large mais longuement atténuée en triangle.

Provincia de Santander (*Espagne*). — Cueva de Covalanas, près Ramales (12 avril 1909) n° 262.

Subfamilia **Tetragnathinae**

28. — **Meta Menardi** (Latreille).

Départ. des Pyrénées-Orientales (*France*).— Grotte de Pouade, près Banyuls (3 mars 1909) n° 254.

Grotte de Sainte-Madeleine, près Saint-Paul-de-Fenouillet (18 juin 1909) n° 271.

Départ. de l'Ariège (*France*). — Grotte de Malarnaud, près Labastide-de-Sérou (13 septembre 1909) n° 292.

Grotte inférieure du Queire blanc, près Seix, canton d'Oust (20 septembre 1909) n° 303.

Grotte inférieure du Queire, près Biert, canton de Massat (17 septembre 1909) n° 299.

Départ. des Basses-Pyrénées (*France*). — Grande grotte de Lecenoby, à Aussurucq (20 août 1908) n° 237.

Départ. des Alpes-Maritimes (*France*). — Baume du Colombier, près Roquefort, canton de Bar (27 avril 1908) n° 214.

Départ. de l'Hérault (*France*). — Grotte de la cave de Labeil, canton de Lodève (20 avril 1909) n° 259.

Grotte de Caramaou, à Montesquieu, canton de Roujan (11 avril, 1909) n° 260.

Départ. du Gard (*France*). — Grotte de l'Hermitage, près Collias, canton de Remoulins (1 septembre 1909) nº 287.

Provincia de Santander (*Espagne*) : Cueva de Hornos de la Peña, près San Felice de Buelna (21 août 1908) nº 251.

Cueva de Cobreces, partido de Torrelavega (26 août 1909) nº 309.

Cueva de Covalanas, près Ramales (12 avril 1909) nº 262.

29. — **Meta Merianae** (Scopoli).

Départ. des Pyrénées-Orientales (*France*). — Grotte de Pouade, près Banyuls (3 février 1909) nº 254.

Prov. de Santander (*Espagne*). — Cueva de Hornos de la Peña, près San Felice de Buelna (2 août 1909) nº 320.

Accidentel ou capturé à l'entrée de ces grottes.

30. — **Nesticus cellulanus** (Clerck).

Départ. du Lot (*France*). — Gouffre de Padirac (4 novembre 1908) nº 245.

Départ. de la Dordogne (*France*). — Grotte de Combarelles à Les-Eyzies-de-Tayac (juillet 1908) nº 223.

Départ. du Gard (*France*). — Grotte de l'Hermitage, près Collias, canton de Remoulins (1 novembre 1909) nº 287.

Départ. des Pyrénées-Orientales (*France*). — Grotte de Pouade, près Banyuls (3 février 1909) nº 254.

Grotte de Sainte-Marie, à la Preste (22 mai 1908) nº 220.

Départ. de l'Aude (*France*). — Grotte de Guiraudasso, près Soulatge (18 avril 1909) nº 272.

Départ. de l'Ariège (*France*). — Grotte de la Garosse, à Labastide-de-Sérou (15 juillet 1908) nº 225.

Rivière souterraine de Vernajouls, près de Foix (20 novembre 1908) nº 244.

Ruisseau souterrain d'Aulegnac, canton de Castillon (16 septembre 1909) nº 296.

Ruisseau souterrain d'Aulot, canton de Saint-Girons (14 septembre 1909) nº 293.

Prov. de Gerona (*Espagne*).— Buhero de Estartit, partido de la Bisbal (19 août 1909) nº 273.

Prov. de Santander (*Espagne*).— Cueva de Altamira, près Santillana del Mar (28 avril 1909) nº 270.

31. — **Nesticus eremita** E. Simon.

In : Bull. Soc. zool. Fr., 1879, p. 258.
ibid. E. Simon, Ar. Fr. V, p. 48.
ibid. R. de Lessert, Cat. Invert. de la Suisse, Ar., 1910, p. 300, ff. 164-166.

Départ. des Alpes-Maritimes (*France*). — Baoumo dou Cat près Daluis, canton de Guillaumes (14 février 1908) nº 211 (aussi de la grotte de l'Endre, près Escarennes, par H. Sainte-Claire Deville).

Départ. de l'Ardèche (*France*). — Baoumo de Vogüé, canton de Villeneuve-de-Berg (29 août 1909) nº 279.

Baoumo de la Campana, près Saint-Martin d'Ardèche (31 août 1909) nº 285.

Départ. du Gard (*France*). — Grotte du Sureau, près Sainte-Anastasie, canton de Saint-Chapte (3 septembre 1909) nº 290.

N. eremita E. Sim. a été découvert dans une petite grotte, près Hyères (Var) (1) ; R. de Lessert le cite de diverses grottes du Tessin et de la Lombardie ; nous l'avons reçu d'une grotte du Mont Ossa en Macédoine, mais il n'avait pas encore été trouvé à l'ouest du Rhône ; les grottes de l'Ardèche et du Gard sont donc jusqu'ici ses stations les plus occidentales.

N. speluncarum P. Pavesi, de la grotte Bocca Lupara, près la Spezia, n'est peut-être qu'un individu anormal de *N. eremita*, avec les quatre yeux médians oblitérés, dans ce cas le nom de *N. speluncarum* aurait la priorité (Ann. Gen., 1873, p. 344) ; il serait très intéressant de faire de nouvelles recherches dans cette grotte de la Spezia.

(1) Grotte qui m'a-t-on dit est aujourd'hui détruite.

Familia **AGELENIDAE**

32. — **Tegenaria pagana** C. Koch.

(Pour la synonymie cf. Biospel. 1re sér. Ar., p. 547)

Départ. d'Oran (*Algérie*). — Rhar Kouba, près Kâlaa, commune de la Mina (15 décembre 1907) nº 212.

Forme normale d'une espèce, non exclusivement cavernicole, commune dans toute la région occidentale de la Méditerranée.

33. — **Chorizomma subterraneum** E. Simon.

Départ. de l'Ariège (*France*). — Grotte d'Enlenne, près Montesquieu-Avantès, canton de Saint-Lizier (23 septembre 1909) nº 306.

Déjà cité dans la seconde série (p. 64) des grottes de l'Ariège et des Basses-Pyrénées.

34. — **Iberina Mazarredoi** E. Simon.

Prov. de Santander (*Espagne*). — Cueva de Cullalvera, près Ramales (11 avril 1909), nº 261.

Cueva del Castillo, près Puente Viesgo (24 avril 1909) nº 269.

Espèce découverte en 1880 dans la Cueva de la Magdalena, près Galdames (Biscaye) ; nous l'avons citée depuis, dans la première série de Biospeleogia, d'une grotte des Basses-Pyrénées.

Ordo OPILIONES

Sub-Ordo OP. MECOSTETHI

Familia PHALANGODIDAE

1. — Phalangodes terricola (E. Simon).

Scotolemon terricola E. Simon, in Ann. Soc. ent. Fr., 1872, p. 237.
Scotolemon Doriae P. Pavesi, in Ann. Gen. XII, 1878, p. 565.
Phalangodes terricola E. Simon, Ar. Fr. VII, p. 154, tab. 22, f. 1.

Départ. des Alpes-Maritimes (*France*). — Baume du Colombier, près Roquefort (27 avril 1908) nº 214.

Très commun en Corse et en Algérie, sous les grosses pierres après les pluies, aussi dans les mousses humides des forêts ; nous l'avons trouvé dans les mêmes conditions dans les Alpes-Maritimes. Il est à noter que l'individu de la grotte de Roquefort a les yeux dépigmentés.

2. — Phalangodes Querilhaci (Lucas).

Scotolemon Querilhaci H. Lucas, in Ann. Soc. ent. Fr., 1864, bull. p. XLIII.
id. id. H. Lucas, ibid., 1866, p. 216, tab. 3, fig. 1.
Phalangodes Querilhaci E. Simon, Ar. Fr., VII, p. 153.

Départ. de la Dordogne (*France*). — Grotte des Combarelles, près Les Eyzies-de-Tayac, canton de Saint-Cyprien (août 1908) nº 223.

Nous l'avions reçu antérieurement de la grotte de Miremont (Dordogne) par M. Ch. Alluaud.

Espèce commune dans presque toutes les grottes de la région des Cévennes, dans le Tarn, le Lot, le Tarn-et-Garonne ; elle se trouve parfois en dehors des grottes dans les mousses épaisses.

3. — Phalangodes Lespesi (H. Lucas).

Départ. de l'Ariège (*France*). — Grotte de Bedeilhac, canton de Tarascon-sur-Ariège (février 1908) nº 215.

Grotte de Sabart, canton de Tarascon-sur-Ariège (21 septembre 1908) nº 242.

Grotte de Portel, près Loubens, canton de Varilhes (février 1908), nº 217 et (16 août 1908) nº 226.

Grotte de la Garosse, canton de Labastide-de-Sérou (15 juillet 1908) nº 225.

Grotte de Moulis, canton de Saint-Girons (15 septembre 1909) nº 294.

Grotte d'Aubert, canton de Saint-Girons (16 septembre 1909) nº 297.

Grotte supérieure de Queire, canton de Massat (17 septembre 1909) nº 298.

Grotte des Neuf-Fonts, près Aulus, canton d'Oust (18 septembre 1909) nº 300.

Très commun dans toutes les grottes de l'Ariège ; aussi dans celles de l'Aude, des Pyrénées-Orient. et du nord de l'Espagne. Se trouve parfois dans les mousses en dehors des grottes.

4. — **Phalangodes Lucasi** (E. Simon).

Scotolemon Lucasi E. Simon, in Ann. Soc. ent. Fr. 1872, p. 234, tab. 12, ff. 14-15.
Phalangodes Lucasi ibid. Ar. Fr. VII p. 156.

Départ. des Pyrénées-Orientales (*France*). — Grotte de Corbère, canton de Millas (9 septembre 1908) nº 246.

Détermination incertaine, les individus recueillis étant jeunes.

P. Lucasi a été découvert dans la grotte de Rieufourcaud, près Belesta (Ariège) par Abeille de Perrin et Ch. de la Brûlerie.

5. — **Phalangodes caecus,** sp. nov.

Truncus ovalis, portice ampliatus en obtuse truncatus, subtiliter coriaceo-rugosus, cephalothorace subplano, tuberculo oculifero oculisque carente. Chelarum articulus basalis inae-

qualis sed muticus, apice superne convexus, articulus apicalis cylindraceus, superne, in dimidio basali, tuberculis binis parvis, conicis et setiferis, munitus. Pedes-maxillaires longi, articulus cunctis aculeis divaricatis pellucentibus, longissimis sed iniquis hirsuti, ungue tenui et curvato aculeis longioribus tarsi paulo breviore. Pedes graciles et longi.

Blanc testacé avec la région abdominale teintée de gris obscur, la main des chélicères rougeâtre. Corps ovale, assez fortement élargi en arrière avec les angles largement arrondis, le bord postérieur arqué, avancé et arrondi dans le milieu, en dessus très finement chagriné-rugueux, céphalothorax sans yeux ni mamelon oculaire, segments abdominaux indiqués par de gros plis transverses plus lisses et marqués chacun, surtout les postérieurs, de très petits crins blancs espacés sériés. Chélicères grêles : 1er article un peu inégal, légèrement atténué vers la base, convexe et lisse en dessus à l'extrémité mais non dilaté ; 2e article étroit et cylindrique, offrant en dessus, dans la moitié basale, deux petits tubercules coniques sétigères. Patte-mâchoire longue, armée de fortes épines beaucoup plus longues que le diamètre des articles, divergentes, transparentes, prolongées chacune par un crin spiniforme ; trochanter pourvu en dessous de deux longues épines subgéminées, la basale plus courte que l'apicale ; fémur garni de petites granulations obtuses inégales subsériées, offrant en dessous au bord externe cinq longues épines, les deux basales subgéminées, la 4e plus petite que les autres, au bord interne, dans la moitié apicale, deux épines semblables ; patella offrant au bord externe une seule petite épine médiane, au bord interne une longue médiane une petite basale et une petite apicale ; tibia long et parallèle, légèrement granuleux en dessus, offrant au côté externe trois longues épines et de plus une petite entre la 2e et la 3e et une petite subapicale, au bord interne quatre longues épines, la basale et l'apicale un peu plus courtes que les autres ; tarse étroit et long, pourvu au bord externe de quatre longues épines,

les deux apicales un peu plus petites que les autres, au bord interne de cinq épines inégales ; griffe très fine dès la base et courbe, un peu plus courte que les plus longues épines latérales du tarse. Hanches des pattes finement chagrinées. Pattes longues et très fines, garnies de très petits crins blancs très espacés, quelques-uns plus longs mais très fins, en dessus aux métatarses et aux tarses.

Départ. de la Haute-Garonne (*France*). — Grotte de Pène-blanque, près Arbas, canton d'Aspet (27 juillet 1908) nº 231.

Phalangodes caecus diffère de toutes les autres espèces du genre par l'absence complète des yeux et de mamelon oculaire. Il rappelle un peu le *P. armatus* Tellkampf de la grotte du Mammouth, aux Etats-Unis ; celui-ci est également aveugle, mais il est pourvu d'un petit mamelon oculaire conique reculé, ses pattes sont beaucoup plus longues et le trochanter de sa patte-mâchoire n'offre qu'une seule épine en dessous.

Parmi les espèces européennes *P. navaricus* E. Simon, de la grotte de Sare (Basses-Pyrénées) se distingue par la réduction et parfois l'oblitération complète des yeux, mais son mamelon oculaire reste bien développé et sous d'autres rapports, notamment par le 1er article de chélicères fortement géniculé, il se rapproche beaucoup plus des *P. claviger* E. Sim. et *Piochardi* E. Sim que de *P. caecus*.

Sub-Ordo OP. PLAGIOSTETH

Familia **PHALANGIIDAE**

6. — **Gyas titanus** E. Simon.

Départ. des Pyrénées-Orientales (*France*).— Grotte de Pouade, près Banyuls-sur-Mer (3 février 1909) nº 254.

Prov. de Santander (*Espagne*). — Cueva de Valle, près Rasines (28 juillet 1909) nº 308.

Cueva de Cobreces, partido de Torrelavega (25 août 1909) nº 309.

Certainement accidentel dans les grottes. Espèce répandue dans toute la chaîne des Pyrénées et les montagnes du Nord de l'Espagne, où elle recherche les parois rocheuses humides ; signalée aussi en Suisse au Saint-Gothard.

Familia **ISCHYROPSALIDAE**

7. — **Ischyropsalis pyrenaea** E. Simon.

(Pour la synonymie cf. Biospel. sér. 2e, p. 65).

Départ. des Basses-Pyrénées (*France*). — Grotte des Eaux-Chaudes, canton de Laruns (27 août 1908) nº 239.

Nous l'avons indiqué dans la deuxième série, p. 65, de la grotte de Liqué dans l'Ariège.

Le jeune *Ischyropsalis* que nous avons cité dans la première série, p. 553, de la grotte des Eaux-Chaudes, se rapporte très probablement à cette espèce.

8. — **Ischyropsalis luteipes** E. Simon.

Départ. de l'Ariège (*France*). — Rivière souterraine de Vernajouls près de Foix (20 septembre 1908) nº 241 et (2 novembre 1908) nº 244 en grand nombre.

Nous l'avons cité dans la première série, p. 522, d'une grotte des Basses-Pyrénées.

9. — **Ischyropsalis nodifera** E. Simon.

(Pour la synonymie cf. Biospel. 1re sér., p. 552).

Prov. de Santander (*Espagne*). — Cueva de Cobreces (25 août 1909) nº 309.

Prov. de Oviedo (*Espagne*). — Cueva del Sell, près Pañes (17 août 1909) n° 323.

Nous l'avons cité dans la première série, p. 552, d'une grotte de la province de Huesca.

Familia **NEMASTOMATIDAE**

10. — **Sabacon paradoxus** E. Simon.

Ar. Fr., VII, p. 266.

Départ. de l'Aveyron (*France*).— Grotte des Caves de Matharel, près Tournemire, canton de Saint-Affrique (19 avril 1909) n° 258.

Départ. des Basses-Pyrénées (*France*). — Grotte des Eaux-Chaudes, canton de Laruns (27 août 1908) n° 239.

Grotte d'Oxibar, canton de Tardets Sorholus (16 août 1908) n° 236.

Cette espèce remarquable a été découverte dans la grotte des Demoiselles, près Saint-Bauzille de Putois (Hérault) par Abeille de Perrin ; elle a été retrouvée depuis dans presque toutes les cavités souterraines des Cévennes et des Pyrénées, mais elle n'est pas exclusivement cavernicole, on la trouve aussi dans les mousses humides et sous les grosses pierres dans les bois.

11. — **Nemastoma bacilliferum** E. Simon.

Départ. de l'Ariège (*France*). — Grotte de Malarnaud, canton de Labastide-de-Sérou (13 septembre 1909) n° 292.

Grotte d'Aubert, près de Moulis, canton de Saint-Girons (16 septembre 1909) n° 297.

Départ. des Hautes-Pyrénées (*France*). — Grotte de Gargas, près Tibiran (20 août 1908) n° 240.

Nous avons indiqué dans la première série (p. 553) et dans la

deuxième série (p. 66) cette espèce plutôt lucifuge que cavernicole.

12. — **Nemastoma pyrenaeum** E. Simon.
Ar. Fr., VII, p. 287

Départ. de l'Ariège (*France*). — Grotte d'Aubert, près de Moulis, canton de Saint-Girons (16 septembre 1909) nº 297.

Découvert autrefois dans la même grotte par Ch. de la Brûlerie.

13. — **Nemastoma sexmucronatum,** sp. nov.

♂ ♀ long. 2,1-2,5 mm. — Corpus, et supra et subtus, coxae trochanteresque pedum omnino nigra et opaca, rarius fusco-picea; chelae trochanteresque pedum-maxillarium fusco-rufuli laeves; pedes-maxillares pedesque longissimi, nigricantes sed femoribus cunctis ad basin minute dilutioribus. Truncus ovalis, postice obtuse truncatus, supra convexus, subtilissime coriaceus et opacus, haud transversim granulosus sed interdum granulis parvis conspersus, tuberculis biseriatis 3-3 sat parvis, turbinatis, valde attenuatis sed truncatis, ornatus, tuberculo oculifero lato et humili, irregulariter scabroso, coxae coriaeae, saltem posticae tuberculis minutissimis, obtusis et subrotundis crebre seriatis, marginatae. Chelarum maris articulus basalis apophysi articulo breviore, superne visa cylindracea, leviter attenuata sed apice obtusa et bisetosa, paululum incurva atque intus ad basin leviter emarginata, supra munitus, articulus apicalis ad basin leviter convexus sed apophysi carens. Pedes-maxillares setis simplicibus (haud claviformibus) omnino vestiti sed trochantere glabro et crasso, subtus ad basin atque ad apicem tuberculo minutissimo sed longe setifero, munito.

Cette espèce rentre dans le groupe des *N. chrysomelas* Herm. et *pyrenaeum* E. Simon, mais elle diffère beaucoup de ses deux congénères par le corps entièrement noir, sans taches fauves et

argentées, finement chagriné mais sans séries granuleuses transverses, pourvu seulement en dessus de petits tubercules coniques tronqués disposés par paires 3-3, n'occupant que les segments médians, par les chélicères du mâle dont l'article apical (main) est un peu convexe à la base mais sans apophyse conique, tandis que l'article basal offre en dessus une forte apophyse incurvée.

Prov. de Santander (*Espagne*). — Cueva de Altamira, près Santillana del Mar (13 août 1908) n° 249, (28 avril 1909) n° 270 et (26 juillet 1909) n° 321.

Cueva del Castillo, près Puente Viesgo (21 août 1906) n° 250, (24 avril 1909) n° 269 et (23 juillet 1909) n° 317.

Cueva de Cullalvera, près Ramales (1 juillet 1909) n° 310.

Comme ses congénères, *N. sexmucronatum* se rencontre parfois aussi en dehors des grottes ; nous l'avions reçu antérieurement de Puente Viesgo par le prof. I. Bolivar.

Familia **TROGULIDAE**

14. — **Amopaum Sorenseni** (Thorell).

Départ. des Alpes-Maritimes (*France*). — Baume du Colombier, près Roquefort (29 avril 1908) n° 214.

MM. Racovitza et Jeannel avaient trouvé cette espèce, non cavernicole, dans la même grotte en 1905 (Cf. 1re série, p. 553).

ARCHIVES
de
ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE
ET GÉNÉRALE
fondées par
H. DE LACAZE-DUTHIERS
Publiées sous la Direction de
G. PRUVOT & E.-G. RACOVITZA

AVIS IMPORTANT

Le format des *Archives de Zoologie expérimentale* sera agrandi à partir du **Tome 51** (6e série, tome I). Le nouveau format mesurera **175 × 255 mm.** au lieu de 155 × 240 mm.

Les justifications maxima des planches seront les suivantes :

Planche simple : 195 × 125 mm.
Planche double : 195 × 280 mm.

Les Collaborateurs des Archives sont priés de s'enquérir, dès maintenant, auprès de la Direction, de la justification sur laquelle ils devront disposer leurs dessins en planches, pour la gravure. Des cadres de justification imprimés sur papier transparent leur seront envoyés sur demande.

Le dernier volume qui possédera encore les anciennes dimensions [Tome X de 5e série (ou Tome 50)] sera probablement achevé vers le milieu de 1912.

LES DIRECTEURS DES ARCHIVES,

G. PRUVOT, E.-G. RACOVITZA.

Laboratoire d'Anatomie comparée,
Sorbonne, PARIS-Ve;

ou Laboratoire Arago, BANYULS-SUR-MER
(Pyrénées-Orientales).

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
5e Série, Tome IX, p. 207 à 371, pl. XV à XX.
20 Janvier 1912.

RECHERCHES
ANATOMIQUES, EMBRYOLOGIQUES, HISTOLOGIQUES ET COMPARATIVES
SUR LE
POUMON DES OISEAUX (1)

PAR

A. JUILLET,

Chef des travaux de micrographie
à l'École supérieure de Pharmacie de l'Université de Montpellier.

TABLE DES MATIÈRES

Introduction 207
Historique 210
Méthodes 216
Chap. I. — Rapports des Poumons :
Rapports des poumons avec le squelette (p. 226). — Forme des poumons (p. 228). — Diaphragme et plèvre (p. 231). — Rapports de la face ventrale des poumons (p. 237). — Résumé 246
Chap. II. — Principales voies aériennes intra-pulmonaires 249
Description des gros troncs brouchiques 254
Chap. III. — Rapport des sacs aériens et des bronches 269
Rôle physiologique des bronches récurrentes 287
Chap. IV. — Développement des poumons et des sacs 295
Chap. V. — Le parenchymez pulmonaire 318
Chap. VI. — Anatomie comparée 336
Forme du poumou (p. 338). — Bronches (p. 339) — Rapports de la face ventrale avec les sacs aériens (p. 340). — Comparaison de la stucture du poumon des Oiseaux avec celui des autres Amniotes 356
Conclusions 361
Index bibliographique 366
Explication des planches 369

INTRODUCTION

Le titre de ce travail a besoin d'être expliqué ; il précise d'abord à quelle partie de l'appareil respiratoire il a été consacré et indique que, contrairement à tant d'autres travaux

(1) Travail du laboratoire d'histologie de la Faculté de Médecine de Montpellier, M. L. Vialleton professeur.

qui embrassent toute l'étendue de cet appareil, il s'adresse au poumon seul ; mais en même temps, il ne se borne point à la structure de cet organe et envisage son anatomie tout entière, y compris ses rapports avec le squelette et les autres viscères. C'est ce que veut exprimer le mot « anatomiques » destiné en même temps à bien montrer toute l'importance qu'il faut attacher à l'étude macroscopique du poumon et de ses connexions. Pour avoir négligé cette étude macroscopique l'on est encore très mal fixé sur la constitution et sur le rôle du diaphragme pulmonaire des Oiseaux et l'on a décrit la face ventrale du poumon d'une manière absolument schématique.

A la suite de cette étude anatomique nouvelle, il était indispensable de bien relier entre elles les données macroscopiques que l'on possédait déjà sur la structure du poumon, car, faute d'avoir fait ce rapprochement, bien des détails de la structure restaient incompréhensibles, et en tous cas ne pouvaient être comparés aisément avec ceux du poumon des autres animaux.

Le meilleur moyen de bien faire comprendre la structure du poumon des Oiseaux était évidemment d'en faire une étude complète, c'est-à-dire à la fois anatomique, histologique et embryologique, afin de bien coordonner entre elles les notions de divers ordres que l'on possèdait sur le poumon et de suivre la structure depuis les dispositions macroscopiques aisément visibles à l'œil nu jusqu'aux plus fins détails, perceptibles seulement à l'aide de forts grossissements. Cette étude devait être corroborée par celle du développement qui permet de suivre graduellement la complication de l'ébauche pulmonaire et d'assister à la création des différentes parties observées chez l'adulte.

Pour une semblable étude, une espèce s'offrait avant toutes les autres à cause de la facilité avec laquelle on peut s'en procurer les embryons aux différents moments de l'évolution : c'est le Poulet domestique. Les embryons ont été recueillis à tous les stades et surtout pendant les stades tardifs — qui

n'avaient fait jusqu'ici l'objet d'aucune recherche — c'est-à-dire à partir du huitième jour de l'incubation jusqu'à l'éclosion et pendant les premiers jours qui suivent cette dernière.

Mais si le Poulet a été le principal objet de mes recherches, je ne me suis pas borné à cette espèce, et j'ai étudié, chez l'adulte, vingt-quatre espèces appartenant à huit ordres. Elles m'ont montré des dispositions un peu différentes de celles rencontrées chez le Poulet et m'ont permis de prendre une idée de la variation structurale du poumon dans un certain nombre de types.

Enfin, j'ai comparé le poumon des Oiseaux avec celui des autres Amniotes et particulièrement avec celui des Mammifères en faisant ressortir les corrélations étroites qui lient la structure du poumon au reste de l'organisation avienne et qui caractérisent d'une manière si frappante l'organe respiratoire des Oiseaux.

Ce travail m'a été inspiré par M. le professeur Vialleton qui a bien voulu mettre à ma disposition les ressources de son laboratoire pendant toute la durée de mes recherches et en écrivant son nom en tête de cette étude, je sens quel est le faible hommage de ma reconnaissance à sa bienveillance éclairée. Ce travail n'est que le résultat de son remarquable enseignement et les encouragements, les conseils que ne cessa de me prodiguer mon Maître porteront un jour, je l'espère, des fruits dignes des méthodes scientifiques que je me suis efforcé d'acquérir dans son laboratoire.

Je croirais manquer à mon devoir en ne remerciant pas ici M. Pontal, étudiant en médecine et M. F. Delanoé, chef des travaux d'histologie à la Faculté de Médecine de Montpellier, dont j'ai pu apprécier tant de fois la charmante courtoisie et qui sacrifièrent si généreusement leurs loisirs au travail de leur ami.

Historique

Les travaux sur l'appareil respiratoire des Oiseaux sont excessivement nombreux et si l'on se reporte à la liste donnée p. 366, on voit qu'il en existe plus d'une centaine; mais ces travaux se rapportent d'une manière très inégale au sujet que nous traitons. Beaucoup s'occupent avant tout des sacs aériens, et un petit nombre seulement ont trait au poumon proprement dit envisagé sous les différents aspects où nous voulons l'examiner. Il nous paraît inutile de refaire un historique complet des mémoires consacrés à l'appareil respiratoire, d'autant que cet historique a été fort bien fait pour ce qui regarde le dix-huitième siècle et la première partie du dix-neuvième par SAPPEY (1847), et que l'on peut aussi trouver dans OPPEL (1905) un exposé détaillé des travaux postérieurs à celui de anatomiste français dont nous venons de parler. Mais nous voudrions faire ressortir les principales étapes de nos connaissances sur l'anatomie du poumon afin de bien préciser les questions qui restent à résoudre et de mettre en relief l'œuvre des principaux chercheurs qui se sont occupés de cette étude.

Sans parler des données anciennes d'ARISTOTE et de l'empereur FRÉDÉRIC qui avait remarqué l'adhérence des poumons aux côtes et d'autres détails de leur anatomie, nous prendrons comme point de départ la magistrale étude de SAPPEY qui renferme, ainsi qu'on l'a vu plus haut, un excellent historique. Combinant les résultats obtenus par ses devanciers et ses propres découvertes, SAPPEY donne une bonne description des grosses bronches intra-pulmonaires qu'il divise en « diaphragmatiques » et « costales » suivant qu'elles sont placées sur la face ventrale ou sur la face dorsale du poumon. Il montre leur mode de ramification pennée et leur situation superficielle, il découvre aussi quelques anastomoses réunissant les rameaux issus de ces grosses bronches, mais ne va pas plus loin dans l'étude de la structure intime. Il remarque que si l'on remplit

d'une masse solide les grosses bronches sans atteindre celles qui en naissent, ces dernières qui communiquent entre elles par les anastomoses précitées, n'étendent point leur domaine et leurs communications sur une surface un peu étendue, mais qu'elles fournissent seulement un territoire restreint du poumon, qu'il compare à celui d'un lobe ou même d'un lobule pulmonaire. Il ne s'est donc point rendu compte de la facilité du passage de l'air dans les différentes parties du poumon et s'est mépris sur la fine structure de ce dernier, en admettant dans le poumon des Oiseaux des territoires lobulaires qui n'y existent point. D'ailleurs il n'a guère cherché les fins détails de structure du parenchyme pulmonaire, et toute son attention, comme celle de ses prédécesseurs du reste, s'est portée essentiellement sur les sacs aériens. Il a certainement donné de ces sacs la meilleure des descriptions qui puisse en être faite si l'on met à part la mention de leur origine embryologique. Les auteurs qui ont suivi n'ont pas ajouté grand'-chose à sa description. Pour le poumon proprement dit, il faut signaler aussi qu'il a fort bien vu l'absence de plèvre et ses données sur ce sujet ont été pleinement confirmées par les recherches embryologiques de BERTELLI (**1905**) qui ont mis fin aux longues discussions résultant d'une compréhension restée imparfaite, faute de la connaissance du développement.

Peu de temps après les recherches de SAPPEY, RAINEY (**1849**) fit une étude histologique du poumon des Oiseaux et donna la première figure de la structure du parenchyme. Bien que schématique, cette figure représente assez exactement l'enveloppe prismatique que le parenchyme forme autour de la lumière des bronches. Les détails histologiques sont toutefois très imparfaits : c'est ainsi qu'il affirme l'absence d'epithélium sur les travées du parenchyme, idée qui se fera encore jour dans certains travaux récents. La présence de cet épithélium fut au contraire affirmée dix ans plus tard par WILLIAMS (**1859**) qui a donné une étude d'ensemble du poumon. EBERTH (**1863**) apporta quelques contributions à l'histologie du poumon,

et en 1871 F. E. Schulze donna une description histologique du poumon des Oiseaux avec deux figures schématiques, l'une des voies aériennes dans le parenchyme, l'autre des vaisseaux. Comme ce sont les meilleures figures se rapportant à l'anatomie microscopique du poumon, elles ont été reproduites jusque dans les ouvrages récents comme celui d'Oppel (1905). Le même auteur a récemment donné une étude importante du poumon de l'Autruche, on en reparlera plus loin.

En 1875, parut un admirable travail, aussi complet qu'il pouvait l'être à ce moment, et qui embrasse tous les points essentiels de la structure du poumon. C'est le travail de Campana (1875.) Campana étudia spécialement le Poulet, mais il ne négligea aucune des parties de l'appareil respiratoire : il en fit une monographie véritablement magistrale, qui n'eut point le succès et le retentissement qu'elle méritait, car bien des résultats qu'elle renferme ont été méconnus jusqu'ici, alors même qu'ils étaient l'expression exacte de la vérité. Campana injecta à l'aide de mélanges céro-résineux l'arbre bronchique du Poulet et put ainsi suivre les bronches dans tout leur parcours. Il montra que la bronche souche donne d'abord les gros troncs superficiels signalés par ses prédécesseurs, puis que ces troncs se divisent en rameaux plus fins qui vont s'anastomoser avec les rameaux analogues venus des bronches de la face opposée du poumon et forment avec ces derniers des circuits spiroïdes qui parcourent toute l'épaisseur du poumon en traversant le parenchyme pulmonaire. Il fit voir aussi que tout autour de ces circuits bronchiques, le parenchyme pulmonaire se dispose en fines travées anastomosées, entre lesquelles l'air circule de toutes parts, et cette donnée est plus exacte que celle de Schulze figurant autour de la lumière des gros conduits aériens des tubes branchés et communicants entre eux mais terminés en cul-de-sac. En un mot, il donna une description du poumon de Poulet à laquelle on pourrait souscrire aujourd'hui sans rien changer d'essentiel et en y ajoutant seulement certains faits tirés de l'embryologie qui l'expliquent

et la complètent. Les détails de l'œuvre de CAMPANA seront discutés au fur et à mesu re qu'ils se présenteront à propos de nos recherches, et d'ailleurs il serait inutile de les indiquer dès maintenant, parce qu'ils ne pourraient être compris d'une manière satisfaisante sans entrer dans des développements qui feraient double emploi avec la suite. Il suffit d'insister encore une fois sur l'importance de son travail.

De 1875 à 1890, peu de travaux d'ensemble furent faits sur le poumon des Oiseaux. HUXLEY (1882) donna une description et une nomenclature nouvelle des bronches. Il appelle « mésobronche » la bronche souche, « entobronches » les bronches ventrales ou diaphragmatiques, « ectobronches » les bronches costales et désigne sous le nom de « parabronches » les bronches issues de ces troncs principaux. Cette nomenclature très commode par l'unité des termes proposés, constitue un très réel progrès pour l'exposé de la structure pulmonaire et pour la description des parties. Mais en dehors de cette acquisition didactique, le travail de HUXLEY n'apporte aucune contribution nouvelle à nos connaissances qui resteront encore longtemps après lui à un état assez peu satisfaisant, étant donné l'oubli des descriptions de CAMPANA. Aussi la monographie de GADOW (1890) donnée dans le règne animal de BRONN ne renferme aucune bonne figure du poumon. De nouveaux travaux, ceux de ROCHÉ (1891), de BIGNON ont paru sur les sacs aériens, mais ils ne s'occupent point de la structure pulmonaire.

Il en est de même de ceux de BERTELLI (1905) qui ont toutefois une grande valeur parce qu'ils donnent des détails très intéressants sur le développement des sacs aériens et sur leur rôle dans le cloisonnement de la cavité viscérale. Grâce à ces travaux, les rapports du poumon avec les viscères et avec les parois costales sont, d'une manière générale, exactement compris et les discussions interminables soulevées à propos de l'existence des plèvres sont enfin tranchées par l'embryologie d'une manière satisfaisante. Pour quelques détails, il est vrai,

nous différerons de l'opinion de Bertelli, mais il n'en est pas moins vrai que, pour ce qui regarde les rapports des poumons, son travail a une importance capitale et occupe un rang des plus honorables parmi ceux qui ont fixé nos connaissances à ce sujet.

Avec les travaux embryologiques de Bertelli nous devons rappeler ceux qui ont été consacrés par divers auteurs au développement du poumon des Oiseaux. Ces travaux, dont certains remontent à une date fort reculée (von Baer, Rathke) sont fort nombreux comme on se l'explique aisément, par le fait que l'embryon de Poulet a été longtemps l'objet d'étude favori des embryologistes, mais ils ne portent que sur les premiers stades du développement et par conséquent relèvent plutôt de l'embryologie générale que de celle des organes que nous avons en vue. Nous ne ferons donc qu'énumérer ceux de von Baer (1828), Rathke (1828), Remak (1855), Selenka (1866), Götte (1867), His(1868), Seessel (1877), Fischelis (1885), Kastschenko (1887), Weber et Buvignier (1903) pour insister un peu plus sur ceux de Zumstein (1891-92), de Miller (1893), de Fanny Moser (1902).

Zumstein a énuméré la formation des sacs ; Fanny Moser a poussé plus loin que ses prédécesseurs l'étude du développement du poumon et a étudié des poumons de huit jours. Miller a essayé de représenter les rapports entre la structure des poumons des Oiseaux et ceux des autres Vertébrés.

Supino (1899) a donné quelques renseignements histologiques sur les poumons des Oiseaux. Oppel (1905) dans son ouvrage, surtout bibliographique, a donné une étude histologique très complète de la structure de l'appareil respiratoire, étude il est vrai appuyée sur des recherches personnelles et sur des critiques qui lui donnent une valeur importante. Mais il s'en est tenu surtout, comme l'indique d'ailleurs son titre, à l'histologie, de sorte que celui qui chercherait à se faire une idée exacte et complète du poumon des Oiseaux d'après son traité, serait certainement déçu et ne trouverait pas au milieu

de la masse énorme de documents bibliographiques qu'il renferme, le fil conducteur capable de lui faire comprendre la structure du poumon.

Un dernier travail doit être signalé maintenant qui semble répondre très exactement au but que se propose le nôtre, c'est celui de G. Fischer (**1905**) qui a étudié à la fois anatomiquement et histologiquement l'arbre bronchique des Oiseaux, et donne des moulages du poumon d'une trentaine d'espèces. A première vue, ce travail paraît bien combler toutes les lacunes qui existaient jusqu'alors dans nos connaissances et semblerait devoir décourager toute autre recherche dans le même domaine. Mais en y regardant de plus près, on s'aperçoit aisément qu'il est loin de répondre à tous les desiderata et qu'il est en réalité bien au-dessous de celui de Campana, qu'il a méconnu comme tant d'autres. En effet, les anastomoses des parabronches sont représentées d'une manière tout à fait schématique et, chose plus grave, les rapports des sacs aériens avec les bronches intrapulmonaires sont tout à fait négligés, de sorte que l'un des traits les plus caractéristiques de la structure du poumon des Oiseaux a totalement échappé à l'auteur. Il n'a pu voir notamment la disposition différente des orifices bronchiques dans les différentes espèces qu'il étudie ; par conséquent les nombreux moulages qu'il donne (et qui pour la plupart, étant vus par la surface dorsale, ne laissent apercevoir aucun des traits essentiels de la structure), n'ont que la valeur d'une image tout à fait superficielle des bronches.

Dans un travail récent, F. E. Schulze (**1908**) a donné une description du poumon de l'Autruche, à laquelle il a déjà été fait allusion.

Enfin je dois signaler diverses notes que j'ai publiées au cours de cette année dans les comptes rendus de l'Académie des Sciences et dans ceux de la Société de Biologie, sur divers points de la structure pulmonaire et sur lesquelles je reviendrai.

Méthodes

Nous indiquerons ici toutes les méthodes employées au cours de ce travail pour l'étude purement anatomique et l'étude embryologique ou histologique.

Tout d'abord, il est indispensable de se servir d'un matériel très frais, non seulement pour l'étude histologique où il est inutile d'en faire ressortir la nécessité, mais encore pour l'étude anatomique parce que diverses circonstances interviennent qui peuvent rendre absolument inutilisables des animaux morts depuis quelque temps déjà, et fréquemment aussi des animaux venant d'être tués à la chasse. Le matériel de choix est donc donné par les Oiseaux de basse-cour et par ceux que l'on peut se procurer vivants chez les marchands. On peut aussi utiliser d'autres pièces rares obtenues autrement, mais cela ne pourra jamais se faire que pour une étude partielle d'un point quelconque de la structure, et non pour une étude d'ensemble de toutes les questions qui se soulèvent à propos de la structure pulmonaire.

Pour tuer les animaux le procédé le plus simple et le meilleur est le suivant : on fait tenir l'oiseau par un aide, on découvre rapidement la trachée à la partie antérieure du cou, on l'isole et on fait la section du cou en dessous de la trachée ; de cette façon l'animal est saigné et meurt rapidement. La saignée est utile surtout pour les recherches histologiques en dégageant le poumon d'une certaine quantité du sang qu'il renferme, quantité telle, que lorsque la saignée préalable n'a pas été faite les globules rouges masquent presque totalement la fine structure pulmonaire. Après la saignée, le poumon n'est certes pas dépourvu de sang, mais il en contient moins et l'observation histologique est beaucoup plus facile. La saignée ordinairement opérée par les marchands de volailles et qui consiste soit dans une section totale du cou, soit dans une section des artères linguales, a l'inconvénient d'entraîner toujours le passage d'une

certaine quantité de sang dans la trachée et même dans les bronches intrapulmonaires, ce qui peut gêner l'observation histologique et rendre les injections par la trachée souvent très difficiles.

Pour l'étude anatomique, la dissection sur le frais est absolument insuffisante et ne donne que des résultats très incomplets. Les parois des sacs aériens qu'il importe de conserver pour les bien délimiter, sont sur le frais beaucoup trop molles et trop rétractiles pour conserver leur forme et leur disposition après qu'elles ont été partiellement sectionnées. Elles s'affaissent donc ou se déchirent de manière à ne plus laisser reconnaître leur situation ou leurs rapports. D'autre part, le sang contenu dans les oreillettes et dans les grosses veines est encore assez abondant pour gêner beaucoup la dissection et exiger des tamponnements avec l'ouate hydrophile qui déforment plus ou moins les parties. Par conséquent, pour faire une bonne dissection de l'appareil pulmonaire, donnant des résultats précis, relativement faciles à observer et permettant de conserver des pièces, il faut procéder de la manière suivante. Sur un oiseau tué comme il vient d'être dit et absolument intact d'autre part, on ouvre la trachée, on y met une canule de calibre convenable et on injecte lentement sous une faible pression de l'alcool à 80° qui pénètre dans le poumon, parcourt tout l'arbre bronchique dont les rameaux, continus entre eux lui laissent un passage facile et s'écoule dans les sacs aériens qu'il distend. Le remplissage de ces sacs est indiqué à l'extérieur par le gonflement du ventre et un léger écartement des ailes. On maintient alors la pression pendant quelque temps en se gardant bien de l'augmenter pour ne pas entraîner de ruptures, puis on lie la trachée, on enlève la canule et l'on plonge l'animal entier dans de l'alcool à 80°. On peut d'ailleurs, lorsqu'on veut faire une simple dissection, sans recherche histologique, remplacer l'alcool bon goût, par de l'alcool à brûler qui est meilleur marché et donne d'aussi bons résultats.

Pour ces injections, j'ai utilisé l'appareil à pression continue

indiqué dans la Technique histologique de VIALLETON (**1909**) et qui consiste en une soufflerie de thermo-cautère produisant dans un flacon rempli d'alcool une pression susceptible d'être réglée à volonté et que l'on peut évaluer avec un manomètre à mercure. Les pressions extrêmes employées évoluaient entre 8 et 10 centimètres de mercure.

Au bout de vingt-quatre heures les parties sont devenues suffisamment résistantes pour que l'on puisse ne point craindre leur affaissement si l'on vient à ouvrir un sac aérien. On peut encore enlever les parties inutiles de l'oiseau pour éviter l'emploi d'une trop grande quantité d'alcool ou la pénétration difficile de ce liquide dans l'intérieur du corps et par suite une mauvaise conservation. On enlèvera donc par désarticulation les jambes et les ailes, on coupera le cou à sa partie moyenne et on ouvrira avec soin la paroi abdominale pour permettre à l'alcool de pénétrer aisément entre les différents viscères qu'il faudra d'ailleurs laisser en place jusqu'au moment de la dissection définitive. On peut aussi écarter légèrement avec le doigt quelques anses intestinales pour faciliter la pénétration de l'alcool ; mais il faut avoir grand soin de ne déchirer aucun des mésos qui cloisonnent la cavité viscérale.

J'ai essayé de remplacer l'alcool par le formol, mais les résultats obtenus sont beaucoup moins bons. Le formol gonfle légèrement le tissu conjonctif et ne lui donne point autant de résistance que l'alcool : il doit donc être rejeté dans ce cas.

Comme je me suis servi pour la préparation des pièces histologiques d'un procédé de fixation sur place, par injection intra-pulmonaire faite dans les mêmes conditions que celle qui vient d'être dite, je l'indiquerai ici avec ses différentes modalités.

1° INJECTION DE NITRATE D'ARGENT. — Dans un oiseau préparé comme il a été dit, on injecte une solution de nitrate d'argent en se servant de l'appareil à pression continue. On maintient la pression pendant quelques minutes, puis on enfonce une canule piquante dans les sacs diaphragmatiques posté-

rieurs ou abdominaux : le nitrate d'argent s'échappe par la canule. On fait alors passer à sa place un courant d'eau distillée puis un courant d'alcool et sans attendre davantage on coupe l'animal en arrière de la dernière côte : on enlève le thorax, les ailes, les jambes et le cou, et on plonge la pièce dans l'alcool où elle achève de se durcir. Il est inutile ici de laisser l'animal entier, puisqu'on n'a pas à faire de recherches anatomiques exigeant la conservation des viscères. On procéderait de même avec le liquide de Renaut (mélange picro-osmio-argentique) mais sans faire de lavage à l'eau.

2° Fixation au liquide de Zenker. — L'animal étant préparé pour l'injection, on pousse du liquide de Zenker dans la trachée et on lie cette dernière. S'il s'agit d'un petit oiseau, on le plonge en entier dans ce fixateur en se contentant d'enlever les jambes et les ailes. Douze heures après, on porte dans l'eau comme d'habitude, on passe dans l'alcool iodé puis dans les alcools successifs et on dégage le poumon que l'on conserve seul.

3° Fixation au liquide de Flemming. — L'injection est faite avec du liquide de Flemming : puis l'animal, s'il est petit, étant rapidement débarrassé des ailes et des pattes, sectionné en arrière de la dernière côte, est plongé dans le fixateur précité. On l'y laisse pendant plusieurs jours de façon à obtenir la décalcification du squelette ; puis on lave à l'eau, on déshydrate par l'alcool et on peut faire des coupes totales des poumons en place.

Méthode des alliages fusibles. — Cette méthode donne pour le poumon des Oiseaux des résultats vraiment merveilleux. En effet, les bronches communiquant toutes entre elles et d'autre part les sacs aériens fournissant une issue facile à l'air contenu dans le poumon, les alliages fusibles injectés dans cet organe remplissent complètement les bronches et donnent des moulages tout à fait complets qui ont en outre l'avantage de pouvoir être conservés indéfiniment et étudiés à loisir.

Différents alliages fusibles sont signalés par les auteurs. Un des plus connus est celui de Darcet dont la composition est la suivante en poids :

Bismuth .... 2 p.
Plomb .... 1 p.
Etain .... 1 p.

Cet alliage est fusible à 93° ; mais comme il faut forcément pour l'injecter, l'élever à une température supérieure d'au moins 30 à 40° au-dessus du point de fusion, il n'est pas très pratique. J'ai pensé l'améliorer par une addition de mercure, ainsi que différents auteurs l'ont proposé. On peut ainsi en prenant :

2 p. de l'alliage initial
1 p. de mercure

obtenir une masse fusible à 53° et qui par conséquent n'a pas besoin d'être élevée à une très haute température pour l'injection. J'ai employé avec succès cette masse ; mais, à cause des inconvénients que je vais rapporter, je l'ai bientôt délaissée pour une autre dont il sera question plus loin. D'abord et surtout, cette masse a une tendance à se dissocier en ses deux composants, mercure et alliage de Darcet, entre 30 et 40° ; de plus elle se ramollit suffisamment à ces températures pour que les moulages se déforment sous leur propre poids. C'est là un inconvénient très fâcheux d'autant plus que dans le traitement destiné à débarrasser les moulages de leurs parties molles, ces derniers doivent être portés à une température de 45 à 50°. D'autre part les moulages se brisent aisément même sous la pression des doigts surtout lorsqu'il s'agit de petits animaux. Enfin un dernier inconvénient, et du reste de beaucoup le moins important, réside en ce que les masses métalliques obtenues à l'aide de ce mélange et qui ont d'abord un éclat assez vif sont très rapidement ternies par l'air et se désagrègent.

Le mélange auquel je me suis arrêté après divers tâtonnements et qui m'a donné les résultats les meilleurs est l'alliage de Wood dont la composition en poids est la suivante :

Bismuth ordinaire................ 7 p.
Plomb en baguettes .... 2 p.
Etain en baguettes .... 2 p.
Cadmium en grenaille............. 2 p.

Cet alliage est fusible vers 70°. Pour l'employer on commence par faire fondre le bismuth réduit en petits fragments, puis tenant les baguettes de plomb avec une pince en fer on projette sur elles la flamme d'un chalumeau de façon à les échauffer rapidement et à faire tomber le plomb fondu dans le bismuth en fusion. On procède de même avec l'étain. Le cadmium est alors versé dans la masse où il fond très rapidement. On brasse vigoureusement l'alliage avec une spatule en fer et on le maintient sur le feu à la température de 120° constatée fréquemment avec un thermomètre ordinaire gradué à 200° et bien desséché au préalable. Pendant ce temps, on prépare un oiseau comme il a été dit pour les injections ordinaires. Suivant la taille de l'oiseau, la canule mise dans la trachée est, soit une canule métallique d'un millimètre de diamètre au minimum, soit pour les oiseaux de plus forte taille, une canule plus volumineuse, les plus grosses étant naturellement les meilleures à la condition cependant qu'elles glissent librement dans la trachée sans la distendre. La partie libre de la canule doit dépasser longuement la trachée pour pouvoir être chauffée avec une flamme au moment de l'injection. Celle-ci est faite au moyen de l'appareil représenté dans la figure I et qui consiste tout simplement en un entonnoir de cuivre d'une capacité d'environ 80 centimètres cubes sur lequel s'adaptent à frottement dur des tubes de 18 à 20 centimètres de long également en cuivre, de calibres divers et dont l'extrémité inférieure peut entrer parfaitement dans la canule trachéenne ou dans la trachée elle-même. L'entonnoir est supporté par un anneau glissant le long d'une tige verticale et formant lui-même rampe à gaz, avec une série de trous de façon à chauffer tout le pourtour de l'entonnoir.

L'appareil en place et l'oiseau destiné à être injecté étant

couché sur le dos près de la masse en fusion dans une cuvette

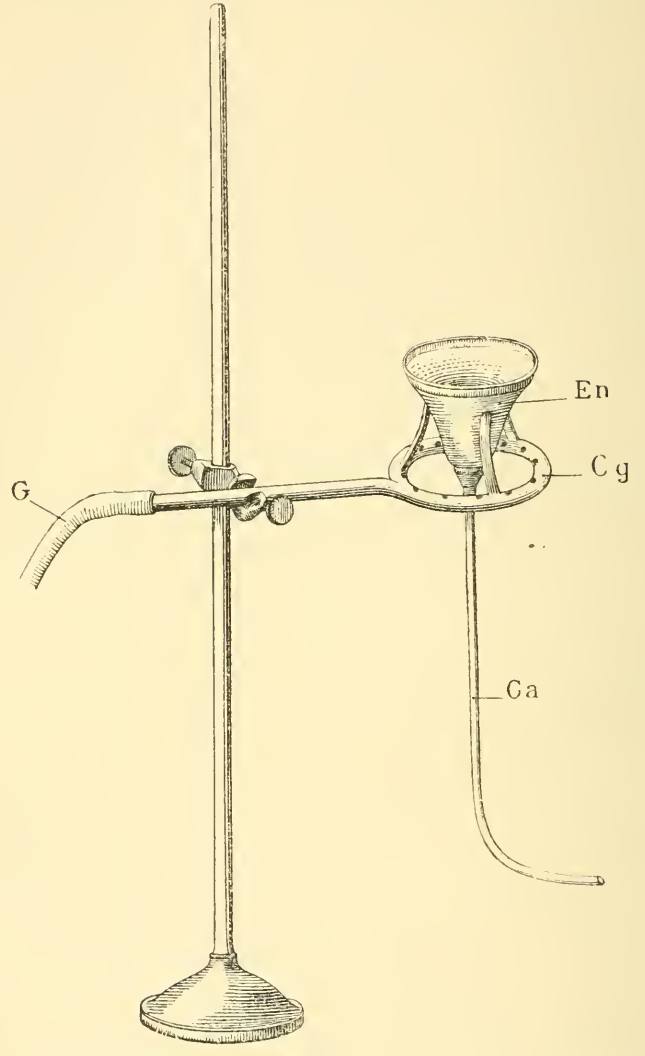


Fig. I. — Appareil pour injections métalliques. — *Ca*, canule ; *Cg*, couronne à gaz ; *En*, entonnoir ; *G*, gaz.]

à photographie, pour éviter l'écoulement du métal en cas de rupture on chauffe l'entonnoir avec la rampe à gaz et on promène le long du tube la flamme d'un tampon imbibé d'alcool

pour l'échauffer. La température de l'alliage étant alors de 110°, on le verse dans l'entonnoir de façon à remplir ce dernier que l'on continue de chauffer selon le besoin ainsi que le tube conducteur. L'injection se produit d'elle-même comme le montrent bien vite le gonflement du ventre et l'écartement des ailes. Lorsque ces phénomènes se sont produits, on cesse de verser la masse et on laisse refroidir sans s'occuper de l'excès de masse restant dans l'entonnoir et dans le conduit, sa fusibilité permettant de l'enlever facilement après l'opération. Il est bon de ne pas toucher à l'oiseau pendant tout le temps nécessaire au refroidissement, c'est-à-dire une vingtaine de minutes. On porte ensuite la cuvette contenant l'oiseau sous un courant d'eau pour achever le refroidissement. Dès que ce résultat est obtenu, on commence la dissection de l'animal : on enlève les ailes, les pattes et l'on attaque avec précaution les viscères comprimés et diversement refoulés par les sacs aériens distendus. Ces derniers sont très inégalement injectés par la masse à injection et on ne trouve peut-être pas deux cas où le résultat soit semblable, l'un ou l'autre des sacs étant absolument rempli tandis que d'autres ne le sont que partiellement ; mais ce résultat qui serait très fâcheux si on étudiait les sacs aériens, a moins d'importance dans le cas qui nous occupe et il est en quelque sorte la rançon d'une bonne injection pulmonaire : l'air refoulé dans certains sacs, servant de tampon et favorisant la circulation de la masse fluide dans les voies aériennes qui communiquent toutes entre elles.

Au cours de la dissection de la pièce injectée, les sacs aériens se rompent d'habitude au niveau de leur pédicule et permettent ainsi de dégager aisément le poumon. Si quelques-uns d'entre eux ne se détachent pas spontanément, on peut toujours les enlever en coupant leur pédicule avec une scie fine d'horloger. Pendant la dissection, il importe de manier doucement la pièce pour que la rupture des gros sacs (abdominaaux et diaphragmatiques postérieurs) se fasse avec ménagement et sans entraîner de délabrement. Il est

bon de débarrasser le plus possible le poumon des viscères qui l'entourent (cœur et foie), mais il faut éviter d'essayer d'extraire du moulage la colonne vertébrale et les côtes auxquelles le poumon adhère si étroitement qu'on ne saurait les séparer sans danger pour le moment. La pièce ainsi préparée et comprenant le poumon, les petits sacs aériens (diaphragmatiques antérieurs, interclaviculaire et cervicaux) et la colonne vertébrale avec la portion dorsale du thorax est maintenant portée dans une liqueur acide destinée à décalcifier le squelette. Cette liqueur est préparée avec :

Acide chlorhydrique pur	30 *centimètres cubes*
Eau................. ..	70 —

L'action de cette solution, pourvu qu'elle ne soit pas prolongée au delà d'un quart d'heure, n'attaque pas l'alliage et suffit pour permettre d'enlever impunément les os qu'elle ramollit suffisamment et pour pousser assez loin le dégagement du moulage pulmonaire. Il ne reste plus, pour obtenir ce dernier à son état parfait, qu'à digérer les parties molles enveloppant le moulage et en particulier le parenchyme pulmonaire. On arrive très facilement à ce résultat en portant les pièces dans le mélange suivant :

Pepsine amylacée titre 20.............	0,20 *centigrammes*
Eau distillée	120 *grammes*
Acide chlorhydrique dilué à 30 %	3 *grammes.*

La pièce est mise dans un cristallisoir avec la quantité de liquide suffisante pour la recouvrir et le tout est porté dans une étuve à 50°. Il est très important de ne pas faire reposer directement le cristallisoir sur le fond même de l'étuve qui peut avoir une température supérieure à 50° : pour cela, on interpose un corps peu conducteur comme une boîte en carton. Au bout de quarante-huit heures la digestion est achevée ou, en tout cas, suffisamment avancée pour que l'on puisse nettoyer complètement le moulage métallique en le lavant sous un faible filet d'eau et en le brossant très légèrement avec une brosse à dents savonneuse. On rince ensuite dans l'eau courante pour

enlever tous les débris et pour faire disparaître les traces de savon qui pourraient oxyder ultérieurement les moulages.

Les restes de squelette qui n'avaient pas été enlevés après la première décalcification sont maintenant faciles à extraire et la conservation de la pièce est définitive.

J'ai pu constater d'autre part que l'attaque de l'alliage par le liquide acide employé pour la digestion était nulle : en effet la liqueur acide, après un contact de plusieurs jours à l'étuve avec de petits fragments de la masse à injection, ne présentait aucune réaction sensible des composants de l'alliage.

La méthode de Wood donne des résultats vraiment remarquables, son emploi est très facile sur des animaux pris vivants et préparés comme il a été dit. Cependant comme je le faisais remarquer déjà au commencement de ce chapitre, les oiseaux tués à la chasse, ayant presque toujours leurs sacs aériens déchirés et leurs poumons envahis par le sang, sont impropres à ces injections. Il paraît nécessaire d'autre part pour le succès de cette méthode que le corps de l'animal soit encore chaud, car plusieurs essais faits sur des animaux tués depuis quelques heures ne m'ont point donné de résultat. Il est probable qu'une fois le refroidissement du corps produit, la masse se prend même dans les gros troncs pulmonaires et arrête la pénétration de l'injection. Mais dans les conditions sus indiquées, elle doit être préférée à toute autre, Vialleton et A. Juillet (1911).

Ceci fait surtout allusion à la méthode des injections à la photoxyline et à la celloïdine dont se servait G. Fischer (1905). Cette méthode, très longue, donne des résultats incontestablement inférieurs. Les pièces doivent être conservées dans des mélanges d'alcool, de glycérine et d'eau distillée et sont moins aisément maniables. Elles se prêtent moins bien aussi à la photographie que les moules métalliques.

J'ai essayé également les injections au collodion, mais je n'ai pas poursuivi leur étude devant les résultats infiniment supé-

rieurs que me donnait l'alliage de Wood. J'ai cru devoir néanmoins signaler la méthode employée par G. FISCHER, parce qu'elle est applicable à des pièces de collection conservées dans l'alcool.

CHAPITRE PREMIER

RAPPORTS DES POUMONS

Rapports des poumons avec le squelette

Le poumon des Oiseaux occupe la portion dorsale de la cage thoracique : il s'étend très peu du côté ventral de cette dernière et son bord latéral, qui descend le plus bas, n'atteint jamais l'articulation reliant la partie vertébrale avec la partie sternale des côtes. La forme particulière de cette portion de la cage thoracique exige quelques détails. En effet le corps des vertèbres thoraciques offre sur sa face ventrale une crête sagittale plus ou moins saillante, et qui atteint sa plus grande longueur sur les vertèbres moyennes. Cette crête est formée par les apophyses ventrales des deuxième, troisième et quatrième dorsales qui, chez le Poulet, sont réunies entre elles en une lame osseuse qui s'interpose entre les deux poumons. Cette lame interpulmonaire est percée d'un trou entre la troisième et la quatrième vertèbre dorsale. L'apophyse ventrale des cinquième et sixième vertèbres reste indépendante dans chacune d'elles et ne se continue point avec ses voisines.

La loge pulmonaire est constituée par les côtes et par la colonne vertébrale. On a vu que celle-ci forme dans sa partie ventrale une lame interpulmonaire qui sépare les deux poumons, mais elle contribue aussi à former la voûte de cette loge par l'intermédiaire d'une lame osseuse qui s'étend des vertèbres jusqu'au tubercule costal. Cette lame provient de l'ossification d'un ligament tendu entre les apophyses transverses des côtes. Elle forme, avec la lame résultant de la fusion des apophyses épineuses dorsales, une gouttière dans laquelle sont placés les muscles dorsaux.

Les côtes se divisent en fausses côtes qui ne se relient point au sternum et comprennent seulement une partie dorsale et en côtes vraies. Les fausses côtes, placées cranialement, sont au nombre de deux de chaque côté, chez le Poulet ; la première très peu développée a la forme d'un simple stylet osseux, la seconde, plus longue, se rapproche par sa forme de la partie dorsale ou vertébrale des côtes suivantes, toutefois elle est encore peu développée, ses deux têtes sont peu séparées l'une de l'autre et son apophyse uncinée ne vient point s'appuyer sur la côte suivante comme elle le fait pour les troisième, quatrième et cinquième côtes.

Les côtes vraies ont une forme absolument caractéristique pour les Oiseaux : elles comprennent deux parties, l'une dorsale ou vertébrale qui s'attache à la colonne, l'autre ventrale ou sternale qui s'attache au sternum. Ces deux parties de la côte sont toujours osseuses et s'articulent entre elles en faisant un angle obtus ouvert en avant.

La portion dorsale de la côte, seule en rapport avec le poumon et même pas sur toute sa longueur, a la forme d'un quart de cercle et présente une extrémité proximale bifurquée en deux têtes. La tête dorsale ou tubercule s'articule avec l'apophyse transverse : elle se continue en dehors avec le corps de la côte qui est aplati dorso-ventralement. La tête ventrale, séparée de la dorsale par une vaste échancrure comblée pendant la vie par une lame fibreuse mince, s'articule avec le corps de la vertèbre qui présente, pour la recevoir, une légère saillie en forme de tubercule excavé à son sommet. Cette tête ventrale, contrairement à la précédente, est aplatie d'avant en arrière et se rattache au corps de la côte en formant une lame mince, perpendiculaire à la lame constituée par le corps, de telle sorte que sur une section perpendiculaire de la côte faite dans le voisinage de ses deux têtes, on observe la disposition connue sous le nom de fer à T.

Pendant la vie le poumon entoure complètement la tête ventrale de la côte qui est comme enfouie dans son épaisseur,

parce que les deux parties du poumon déprimées par la tête ventrale se rapprochent l'une de l'autre au-dessus de celle-ci, et viennent se toucher en se plaçant dans l'échancrure existant entre les deux têtes.

La lame saillante qui s'étend de la tête ventrale à la tête dorsale et sur le coté externe de la côte, s'imprime à la surface du poumon en formant un sillon qui s'atténue progressivement en allant de dedans en dehors.

Il y a chez le Poulet cinq côtes vraies (de la troisième à la septième incluse), dont les trois premières seules ont une apophyse uncinée ; les deux dernières dépourvues de cette apophyse sont en rapport, au voisinage de la colonne, avec l'ilion qui atteint jusqu'au bord caudal de la sixième, tandis qu'il recouvre totalement la septième. Le poumon s'étend chez le Poulet adulte depuis la deuxième côte dont il atteint le bord caudal jusqu'en arrière de la sixième. Quatre côtes s'impriment fortement sur lui : les troisième, quatrième, cinquième et sixième (voy. fig. II et fig. 14 *b*). Dans d'autres cas, et en particulier chez les Oiseaux à corps plus allongé, le Canard, le nombre des côtes en rapport avec le poumon est plus considérable et s'étend jusqu'à six (fig. 31) ; il n'est que de cinq chez le Pigeon (fig. 20 *b*). Mais ces différences importent peu dans la structure générale qui reste la même dans ses traits essentiels.

Forme des poumons

La forme du poumon des Oiseaux que l'on peut étudier surtout sur les moulages métalliques (fig. 11 *a*, *b*, *c* et pl. XVIII à XX), présente ce caractère général que le poumon est toujours plus épais du coté médial en rapport avec la colonne, tandis qu'il s'amincit graduellement en s'avançant vers le dehors. Aussi, sur toutes les coupes transversales que l'on peut faire d'avant en arrière, le poumon présente-t-il toujours l'aspect d'une faux, dont la pointe est tournée en dehors, le

talon en dedans, le dos du côté dorsal et le tranchant du côté ventral. En d'autres termes, le poumon présente trois faces : une *face dorsale* convexe, une *face médiale* à peu près plane, une *face ventrale* concave. Il faut remarquer toutefois que dans sa partie craniale, très courte, le poumon n'offre point cet aspect sur les coupes : sa face ventrale n'est point ici concave, mais légèrement convexe. Cependant la brièveté de cette por-

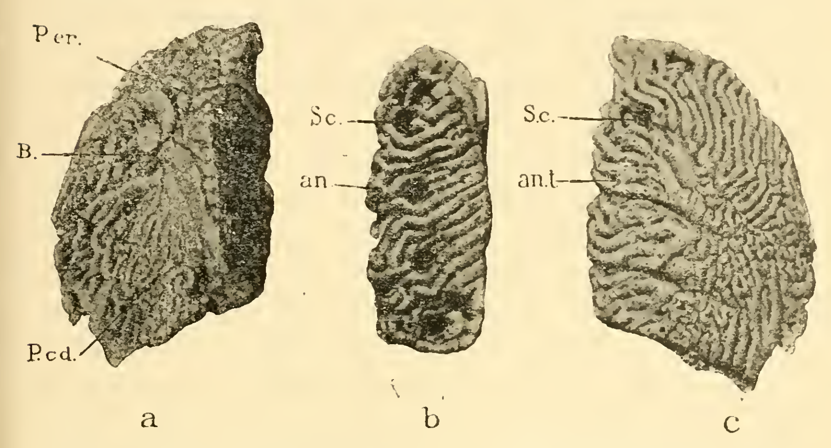


Fig. II. — Poumon de Poulet *Gallus domesticus* (L.) ; moulage métallique (Darcet), Gr. nat. — *a.*, face ventrale (poumon droit) ; *b.*, face médiale (poumon gauche) ; *c.*, face dorsale (poumon droit); *an*, circuits médiaux; *an. t.* anastomose transverse entre deux parabronches. *B.* bronche extra-pulmonaire ; *P. cr.* pente craniale ; *P. cd.*, pente caudale ; *S. c.*, sillons costaux et trous costaux.

tion craniale, permet de conserver la description ci-dessus qui répond à la plus grande partie du poumon.

La FACE DORSALE (*c*, fig. II) est marquée par les sillons costaux. La direction de ces sillons est, comme celle des côtes, oblique de dedans en dehors et d'avant en arrière. Leur nombre varie naturellement avec celui des côtes rencontrées par les poumons.

La FACE MÉDIALE (*b*, fig. II) est verticale, en rapport avec la colonne vertébrale et la lame osseuse interpulmonaire dont nous avons parlé. Chez les types à poumon court, comme le Poulet par exemple, cette face est à peu près quadrilatérale à angles mousses, c'est-à-dire que son épaisseur est sensible-

ment la même à ses extrémités qu'en son milieu. Dans les poumons plus allongés, comme celui du Canard, l'épaisseur va s'atténuant graduellement, depuis le milieu jusqu'aux extrémités craniale et caudale de cette face. Elle est occupée par des bronches verticales, de direction dorso-ventrale, toutes parallèles entre elles, et présente des trous arrondis, répondant aux têtes ventrales des côtes et circonscrits par les bronches verticales dont il a été parlé, ces bronches s'écartent au niveau des côtes pour les former, puis se rapprochent en dessus et en dessous d'eux, de façon à enfouir la tête costale dans le tissu pulmonaire.

La FACE VENTRALE du poumon (*a* fig. II), bien qu'elle soit d'une manière générale concave par rapport à la face dorsale, est en réalité assez compliquée et forme une pyramide triangulaire dont le sommet répond à l'entrée de la bronche dans le poumon : un des pans est formé par la face cranio-latérale du poumon un autre par une face médio-ventrale s'étendant de la bronche extra-pulmonaire à la face médiale ci-dessus décrite, le dernier enfin par la face caudale. Mais comme la face médiale de cette pyramide est très courte et que, au point de vue des rapports, tout ce qui est en avant de la bronche se comporte bien différemment de tout ce qui est situé caudalement à elle, on peut, pour plus de simplicité, diviser cette face en deux parties seulement : l'une craniale ou prébronchique, l'autre caudale ou postbronchique. Comme d'une manière générale aussi, le point de pénétration de la bronche dans le poumon répond à la partie la plus saillante de cette face ventrale et qu'à partir de lui toute la partie craniale du poumon est inclinée d'arrière en avant, et du ventre au dos tandis que la portion postbronchique est inclinée en sens inverse, on peut décrire simplement dans la face ventrale deux pentes, l'une *craniale* située en avant de la bronche, l'autre *caudale* placée derrière celle-ci. Ces deux parties, très visibles sur la fig. 14 *a*, sont d'autant plus légitimement distinguées que leurs rapports sont, comme on le verra plus loin, tout à fait

différents. Pour le moment on dira simplement que la pente craniale du poumon a une étendue assez variable dans les différents types. Elle est courte et presque verticale dans les poumons courts, comme celui du Geai (fig. 23 *a*). Elle est au contraire allongée et faiblement inclinée, comme dans le poumon très étendu du Canard (fig. 30 et 32). Elle peut du reste offrir une disposition un peu différente chez l'oiseau qui vient d'éclore et chez l'adulte. Ainsi, chez le petit Poulet à la naissance (fig. 12 *a*), elle est courte et verticale comme chez le Geai. Chez l'adulte, elle est faiblement inclinée et assez longue, ce qui est en accord avec le mode d'accroissement du poumon, qui paraît après la naissance s'étendre surtout du côté cranial, suivant le changement de forme de l'ensemble du tronc, qui, d'abord très ramassé, s'allonge ensuite comme on sait (fig. II *a* - fig. 14 *a*). J'ai déjà signalé cette forme de la face ventrale du poumon des Oiseaux, (A. Juillet, 1911. *b*).

Diaphragme ornithique et plèvre

Il importe de bien préciser les rapports des poumons avec les parties qui les entourent, afin de fixer dès maintenant certains points très intéressants pour la physiologie de ces organes. Les poumons sont logés exclusivement, comme on l'a vu, dans la portion dorsale de la cavité thoracique et ne s'avancent que très peu sur les côtés de celle-ci. On a vu aussi que les côtes s'enfonçaient profondément dans le tissu pulmonaire puisque leurs têtes ventrales sont entièrement enfouies dans ce dernier. Cette disposition, la présence des sillons costaux profonds et bien marqués, permettent déjà de penser que les poumons ne jouent point dans la cage thoracique comme ils le font chez les Mammifères et conduit à envisager la constitution des *plèvres ornithiques*.

Cette constitution a été comprise de manières bien différentes par les divers auteurs qui ont traité ce sujet et dont les conceptions se ressentent forcément de l'état de la science au moment où ils ont écrit. Nous ne referons pas l'historique de ces différentes

opinions qui a été déjà fait par Bertelli (**1905**) et qui est sans intérêt, étant donné l'état très précaire des connaissances embryologiques à l'époque où toutes ces opinions contradictoires ont été émises. Aujourd'hui, grâce aux connaissances acquises sur le développement de la région thoracique, il est aisé de faire disparaître toutes ces contradictions et d'avoir une idée claire de la manière dont les choses, partant d'un état initial très voisin de celui que l'on observe chez les autres Amniotes où les poumons sont libres dans des cavités pleurales, sont arrivées à l'état qu'elles montrent chez les Oiseaux où les poumons sont plus ou moins soudés à la cage thoracique.

Nous suivrons pour faire cet exposé, le résumé qu'en a donné M. Vialleton (**1910**, p. 122) et qui permet de comprendre la disposition des principaux sacs aériens, telle qu'elle est aujourd'hui admise.

« Chez l'embryon de huit jours, les poumons se sont déjà développés et chacun d'eux, bourgeonnant surtout du côté dorsal du méso latéral qui le renferme, présente une surface dorsale convexe et une surface plane tournée du côté ventral. Cette dernière est occupée par une épaisse lame mésodermique dérivée du méso latéral et qui vient se souder aux parois latérales du corps, soit directement, soit par l'intermédiaire des plis des reins primitifs ou du septum transverse suivant les points. Les poumons sont donc placés maintenant de chaque côté de la ligne médiane dans une cavité limitée en dedans par le mésentère dorsal, latéralement par les parois du corps, ventralement par la lame mésodermique épaisse dont on vient de parler et qui, continue en avant avec la paroi dorsale du péricarde, est libre en arrière où elle s'arrête tout d'abord. Cette lame laisse ainsi pendant un certain temps un orifice étroit qui fait communiquer la cavité renfermant le poumon avec celle qui contient les viscères abdominaux. On peut la comparer au septum décrit plus haut chez les Tortues. Elle se continue plus tard en arrière, de manière à fermer complètement la cavité réservée au poumon.

Elle a reçu de Bertelli le nom de *diaphragme primaire.*

« Bientôt la disposition des parties change profondément par le développement des sacs aériens. Ces derniers sont des diverticules pulmonaires qui, comme l'a montré Bertelli, se développent à partir des bronches *dans l'épaisseur du diaphragme primaire* entraînant au-devant d'eux la face ventrale de ce dernier recouverte par le péritoine, tandis que sa face dorsale, en contact avec le poumon, continue à former un septum horizontal ayant les mêmes dispositions que le diaphragme primaire et qui constitue le diaphragme définitif. Ce dernier s'étend de la ligne médiane à la paroi latérale du corps de chaque côté, séparant complètement les poumons, logés en dessus de lui, du reste de la cavité du tronc. Ce septum présente sur ses bords réunis à la paroi thoracique de petits faisceaux musculaires capables de l'abaisser légèrement ; il a reçu de Sappey le nom de *diaphragme pulmonaire,* Bertelli le nomme *diaphragme ornithique.*

« Les sacs aériens s'étendent, d'une part, entre le diaphragme définitif contre lequel ils s'appliquent étroitement par leur face dorsale qui se confond avec lui et que leur épithélium tapisse, d'autre part ils s'accolent aux parois du corps ou à celles de différents viscères, comme on va le voir.

« Les sacs aériens sont au nombre de cinq de chaque côté. On peut les diviser (Bertelli) en trois groupes ; un groupe supérieur, comprenant deux sacs placés dans la partie craniale de la cavité du tronc (sacs supérieurs) ; un groupe moyen, composé également de deux sacs, et un groupe inférieur comprenant un seul sac.

« Les sacs du groupe supérieur sont placés l'un dorsalement, l'autre ventralement. Le sac dorsal, petit, se glisse en avant et, dépassant la clavicule, vient se placer à la base du cou. Les deux sacs droit et gauche de cette paire constituent les *sacs cervicaux* de Sappey. Les deux sacs supérieurs ventraux prennent un grand développement et occupent le côté ventral de la partie antérieure ou craniale du thorax. Ils se moulent

sur les viscères contenus dans cette cavité, les entourent et les écartent des parties dont ils étaient primitivement voisins. Ils se réunissent sur la ligne médiane en s'accolant l'un à l'autre, et la lame formée à ce niveau par leurs parois fusionnées se résorbe, de telle sorte que leurs cavités se confondent en une seule, le *réservoir interclaviculaire* de SAPPEY (considéré par lui comme un sac aérien impair). La trachée, les gros vaisseaux traversent librement cette cavité dans laquelle ils sont comme suspendus pour la raison indiquée plus haut. Le réservoir interclaviculaire émet un diverticule important, qui franchit la paroi latérale du thorax et vient s'épanouir entre elle et le muscle grand pectoral. On verra plus loin son rôle dans la respiration pendant le vol.

« Les sacs moyens de BERTELLI, appelés aussi *sacs diaphragmatiques* (SAPPEY), sont au nombre de deux de chaque côté. Le sac moyen supérieur (diaphragmatique antérieur) forme une petite loge quadrangulaire sur les coupes frontales, et qui est placée entre la paroi du corps et le péricarde. Le sac moyen inférieur (diaphragmatique postérieur) plus allongé, le suit en arrière et s'étend assez loin au delà du bord du sternum. Les parois médiales de ces deux sacs sont situées exactement dans le prolongement l'une de l'autre et forment de chaque côté une lame verticale qui s'étend obliquement de la partie moyenne du péricarde en avant jusque vers l'extrémité postérieure du corps. Les viscères abdominaux sont donc refoulés sur la ligne médiane entre ces deux lames qui les séparent en même temps du diaphragme définitif et qui complètent avec ce dernier la paroi de la cavité péritonéale du côté cranial. A cause de cela on considère ces deux lames comme faisant partie de l'appareil cloisonnant du cœlome et on les a comparées au diaphragme. Ce dernier était alors formé chez les Oiseaux de deux parties, l'une pleurale répondant au diaphragme pulmonaire, l'autre abdominable représentée par la paroi médiale des deux sacs moyens et qui a reçu le nom de *diaphragme thoraco-abdominal*. Cette dénomination explique

l'épithète de « diaphragmatiques » donnée aux sacs moyens qui contribuent par leur paroi médiale à former cette cloison.

« Le sac inférieur forme de chaque côté une poche très allongée qui dépasse encore en arrière les sacs moyens postérieurs, et atteint jusqu'aux vertèbres caudales. Il se place à la face ventrale des reins définitifs qu'il sépare des viscères intestinaux sous-jacents.

« Les parois de ces différents sacs forment donc des cloisons qui subdivisent d'une manière compliquée la cavité du tronc. Celles des sacs interclaviculaires et moyens antérieurs accolées limitent en arrière la cavité thoracique craniale dans laquelle sont placés la trachée, les gros vaisseaux et la base du péricarde. Les sacs moyens limitent de leur côté deux grandes cavités latérales droite et gauche dont chacune est cloisonnée par une lame formée par l'accolement de la paroi caudale du sac moyen antérieur avec la paroi craniale du sac moyen postérieur et une loge médiane dans laquelle sont renfermés les viscères abdominaux. Par conséquent, les parties antérieure et dorsale de la cavité du tronc des Oiseaux sont entièrement remplies d'air provenant soit des sacs supérieurs, soit des poumons et des cavités aériennes également ménagées sur les côtés (sacs moyens) et sur la paroi dorsale (sacs inférieurs) de la cavité viscérale de telle façon que le poids des viscères abdominaux est entièrement réparti sur la ligne médiane et du côté ventral. »

Au début, la face médiale et la face dorsale du poumon embryonnaire sont absolument libres et indépendantes de la paroi thoracique qui les environne. Il existe une véritable cavité pleurale, mais celle-ci est située tout entière du côté dorsal du diaphragme primaire.

Au fur et à mesure que l'oiseau se développe, cette cavité pleurale s'atrophie peu à peu ; des points de contact nombreux apparaissent entre la face dorsale des poumons et la paroi thoracique ; des adhérences s'établissent et l'endothélium pleural disparaît sur la plus grande partie de son étendue

pour ne persister qu'en de rares points où la fusion des deux parois viscérale et thoracique n'a pas été complète.

Bertelli (1905 p. 827) donne pour les plèvres la description suivante :

« Les poumons sont adhérents et unis plus ou moins étroitement aux parois de ces cavités (cavités pleurales). La plèvre pariétale comprend deux portions, costale et médiastinique, et il n'y a pas de plèvre diaphragmatique à cause de la fusion du poumon et du diaphragme.

Les surfaces dorsales et médiastinales des poumons sont adossées et unies aux parois de la cavité thoracique. L'adossement se rencontre sur toute la surface, l'union s'effectue ou bien par des lamelles et des filaments conjonctifs qui laissent entre eux des surfaces libres des feuillets pleuraux ou par une fusion plus étendue de ces feuillets.

Chez les Gallinacées la surface dorsale est unie au thorax par des lamelles ou filaments peu nombreux qui laissent de grandes surfaces libres de la cavité pleurale. Au voisinage du bord latéral du poumon les deux plèvres se fusionnent. En dehors des points ainsi fondus tout le reste de la plèvre est libre, revêtu d'épithélium.

Dans les oiseaux où l'adhérence des plèvres se fait par fusion celle-ci, très étendue, est variable. Chez *Numenius arcuata* la surface des poumons est lâchement unie à l'extrémité supérieure des côtes où elle est lisse et largement revêtue d'épithélium. Il y a aussi des aires d'épithélium chez la Pie. Chez le Pigeon, la surface dorsale est fusionnée : il existe des aires épithéliales abondantes dans les sillons costaux, très rares ailleurs.

Dans d'autres Oiseaux, la fusion est étendue et on ne peut mettre en évidence que de rares aires épithéliales (*Anas boschas*, *Passer Italiæ*, *Hirundo rustica*). La couche connective qui unit les poumons au thorax est bien développée dans *Buteo vulgaris* et encore mieux dans le Cygne.

Chez tous les individus la partie sillonnée par les côtes est unie moins intimement.

Sur le médiastin, c'est la même chose. »

La partie de la cavité pleurale appelée par Bertelli « médiastine » répond à notre face médiale. Il importe de faire remarquer les différences qu'elle présente avec la partie médiastinale du poumon des Mammifères, et qui sont dues à la constitution spéciale du squelette thoracique.

En effet, tandis que chez les Mammifères les poumons dépassent largement du côté ventral la colonne vertébrale au devant de laquelle se placent l'aorte et l'œsophage avec lesquels ils entrent plus ou moins en rapport, chez les Oiseaux, à cause de la crête osseuse ventrale placée sur le corps des vertèbres thoraciques, les organes qui étaient en rapport chez les Mammifères avec ces corps de vertèbres sont fortement repoussés du côté ventral. Comme la face ventrale des poumons ne dépasse point le bord de cette crête osseuse, il en résulte que l'aorte et l'œsophage au lieu d'être logés entre les deux poumons sont placés tout à fait ventralement par rapport à ceux-ci, et n'ont rien à faire avec leur face médiale qui est absolument contiguë avec celle du poumon opposé dont elle n'est séparée que par les crêtes osseuses.

Ainsi sont déterminés les rapports des faces dorsales et médiales des poumons. Ceux de leur face ventrale sont beaucoup plus compliqués à cause du nombre des viscères avec lesquels elles entrent en contact.

Rapports de la face ventrale des poumons

Pour étudier convenablement les rapports de la face ventrale des poumons, il faut employer la méthode indiquée p. 216, c'est-à-dire, se servir d'un animal préalablement injecté à l'alcool et durci par un séjour d'au moins quarante huit heures dans ce réactif. Les muscles des ailes et le bréchet ayant été enlevés avec soin, on ouvre le thorax en détachant avec beaucoup de précautions le plastron sternal, sciant avec une scie d'horloger les parties dures, de façon à suivre très exactement

la face profonde du sternum et à ne point déchirer les cloisons séparatives des sacs qui viennent s'y attacher. Il est bon d'enlever d'abord seulement la partie caudale du sternum, en laissant intacte sa partie craniale en rapport avec les côtes et les coracoïdes ; puis on désarticule ces derniers et on les enlève en même temps que l'omoplate. Les viscères sont alors suffisamment dégagés pour que l'on ne risque point de déchirer leurs enveloppes ou leurs ligaments lorsqu'on achèvera l'ouverture du thorax, ce qui se fait en enlevant à la scie d'horloger le reste du sternum (1).

On voit alors le péricarde qui est à peine ouvert sur sa face ventrale si l'opération a été bien conduite, puis, en avant du péricarde on découvre une sorte de cavité qui s'étend de chaque côté de la base du cœur, jusque sur les côtés du cou et qui répond au sac interclaviculaire. De chaque côté du péricarde on distingue deux lames qui s'insèrent sur lui à peu près au niveau de la base des ventricules et se dirigent de là, d'avant en arrière et de dedans en dehors. Ce sont les diaphragmes thoraco-abdominaux qui limitent en dedans les sacs diaphragmatiques antérieurs et postérieurs qui ne se distinguent tout d'abord pas l'un de l'autre parce qu'ils ne sont point ouverts.

Entre le diaphragme thoraco-abdominal de chaque côté et le péricarde, se loge le lobe correspondant du foie qui remonte ainsi très loin du côté du cœur dont la pointe est entourée par les lobes hépatiques. Cette disposition mérite d'être signalée comme un trait reptilien de la topographie viscérale des Oiseaux En effet, elle ne se rencontre jamais chez les Mammifères où le cœur est toujours nettement séparé du foie par le diaphragme et n'est point entouré de tissu hépatique.

Pour poursuivre l'étude des rapports, il faut maintenant enlever la plus grande partie du cœur et du foie puis ouvrir

(1) Pour suivre cette description, il est bon de s'aider de la figure de STRASSER, reproduite par WIEDERSHEIM (fig. 297, 1906) et par VIALLETON (fig. 76, 1911) ou encore de la figure 3, pl. IV de SAPPEY (1847). N'ayant pu mieux faire que ces auteurs, dont les dessins ne sont d'ailleurs pas parfaits à cause des difficultés résultant des reliefs et de la transparence de certaines parties, comme a paroi dorsale du sac interclaviculaire, j'ai renoncé à donner une figure personnelle.

les sacs diaphragmatiques. Mais comme il importe avant tout de ne point déchirer les fines membranes qui cloisonnent la cavité viscérale, il faut enlever les organes avec beaucoup de précautions et le meilleur moyen d'opérer consiste à morceler les viscères en petits fragments que l'on enlève à la pince. On écarte ainsi les ventricules tout entiers, en gardant les gros troncs aortiques et pulmonaires dans leur trajet intrapéricardique et en conservant les oreillettes avec leurs orifices veineux. Le sang coagulé qui les remplit est enlevé par fragments à la pince et de cette façon les embouchures des gros troncs vasculaires restent parfaitement en place, tandis que le péricarde transparent laisse voir les parties placées sur son côté dorsal. Les lobes droit et gauche du foie sont enlevés de même par morcellement. Enfin les sacs diaphragmatiques sont ouverts. On voit dès lors que, en dehors du péricarde, les parties en rapport avec la face ventrale des poumons sont avant tout les sacs aériens avec les viscères qui les traversent comme c'est le cas pour le sac interclaviculaire.

Sac interclaviculaire. — Le sac interclaviculaire, formé comme on sait par la réunion sur la ligne médiane de deux sacs primitivement distincts, occupe toute la partie ventrale de la cavité thoracique comprise entre la base du péricarde d'une part, et la clavicule de l'autre. Il se prolonge un peu latéralement du côté caudal, de chaque côté de la base du péricarde ou du cœur qu'il entoure jusque vers sa partie moyenne ; il envoie aussi en dehors du thorax un prolongement très important, le sac sous-pectoral, mais nous n'avons pas à nous occuper de ce dernier.

Il est limité en arrière dans sa partie médiale par le péricarde, dans ses parties latérales par une cloison formée par l'accolement de sa paroi avec celle du sac diaphragmatique antérieur. Sa voûte ou son toit, que l'on voit de face sur l'animal couché sur le dos, est à peu près plane, mais est parcourue par divers organes plus ou moins saillants sur elle et qui lui sont rattachés par des mésos complets ou fenêtrés.

Sur la ligne médiane, on trouve d'abord la trachée fortement saillante et accolée à l'œsophage et aux muscles du cou que recouvre la paroi du sac interclaviculaire. Puis vient la bifurcation de la trachée en ses deux bronches extrapulmonaires qui, elles, passent librement sur la paroi dorsale du sac sans contracter adhérence avec lui. Avant la bifurcation de la trachée, on voit s'insérer sur elle deux muscles obliques de dedans en dehors et d'avant en arrière, qui traversent librement la cavité du sac interclaviculaire pour venir s'insérer sur la paroi latérale de la cage thoracique. Ce sont les muscles du syrinx. Ils constituent les organes les plus ventraux contenus dans la cavité du sac et se placent ventralement au tronc de l'artère axillaire. En dehors de la trachée et de ses muscles, la cavité du sac est encore traversée par les deux troncs artériels brachio-céphaliques qui font saillie en dedans d'elle jusque vers leur bifurcation en artère carotide et artère axillaire, les carotides se confondent peu à peu avec la paroi dorsale du sac. Plus dorsalement se trouvent les troncs droit et gauche des veines caves supérieures, qui font moins saillie dans la cavité du sac et sont plus intimement soudés à sa paroi dorsale. En avant, sur le toit, se trouve la glande thyroïde recouverte par la paroi dorsale du sac mais facile à reconnaître cependant à la saillie ovalaire qu'elle forme entre la veine jugulaire et la carotide.

Toute la partie de la paroi dorsale du sac interclaviculaire, située en avant du tronc artériel brachio-céphalique n'est point en rapport avec le poumon ; elle est tendue ventralement à la cavité des sacs cervicaux qui occupent la portion dorsale et craniale de la cage thoracique. Le sac interclaviculaire n'est en rapport avec le poumon que sur une partie très limitée de ce dernier, à savoir au niveau du cul-de-sac latéral qu'il forme de chaque côté de la base du péricarde. Là, sur une très courte étendue comprise entre la paroi postérieure du sac interclaviculaire et la veine cave supérieure continuée par la veine axillaire, le toit du sac interclaviculaire s'applique sur la partie de la pente craniale qui confine immédiatement à l'arête

la séparant de la pente caudale. Mais ce contact est limité à une faible portion du poumon, la plus grande partie de la pente craniale étant en rapport immédiat avec le sac cervical du même côté, ce qui nous conduit à étudier la disposition des sacs cervicaux.

Sac cervical. — Il est facile d'apercevoir à travers la mince paroi dorsale du sac interclaviculaire la cavité des sacs cervicaux situés de chaque côté de la base du cou. Pour étudier ces sacs, on introduit d'abord dans leur cavité une sonde cannelée, que l'on y fait pénétrer par l'orifice créé dans ces sacs par la section transversale du cou, faite un peu en avant du thorax. On fait saillir la paroi du sac cervical avec l'extrémité mousse de la sonde et l'on se rend compte ainsi de l'étendue de chaque sac cervical, puis on coupe sur la sonde cannelée la membrane qui sépare les deux sacs interclaviculaire et cervical l'un de l'autre, et de chaque côté apparaît alors la cavité du sac cervical. Les rapports des sacs cervicaux sont un peu différents à droite et à gauche : à droite, le sac recouvre la plus grande partie de la pente craniale du poumon, puis s'étend entre la base du cou et l'extrémité de la cage thoracique par laquelle il passe dans le cou. Il est limité en dehors par la partie craniale de la cage thoracique, en dedans par l'œsophage rattaché aux muscles prévertébraux par un court méso. En arrière il présente un petit cul-de-sac latéral court qui s'applique contre la convexité de la crosse aortique et revêt la face dorsale de la veine cave supérieure droite ; en dedans il se prolonge beaucoup en arrière sous la forme d'un conduit cylindrique large qui s'enfonce entre la face médio-ventrale du poumon droit et l'œsophage (voir fig. III). A gauche, la portion craniale du sac est en rapport avec le bord gauche de l'œsophage rejeté plus fortement à droite, le sac paraît moins volumineux et présente comme le sac correspondant deux culs-de-sac postérieurs, l'un latéral plus petit, s'étendant dorsalement au tronc de la veine cave supérieure gauche, l'autre en forme de conduit, glissant sur le côté de l'œsophage et terminé en

cul-de-sac comme son homologue du côté opposé. Ce conduit est séparé du conduit droit par le méso œsophagien dont il a été question. Mais par suite de la situation plus à droite de l'œsophage, le méso s'insère sur le côté gauche de cette portion du tube digestif, de sorte que la paroi ventrale de ce cul-de-sac est moins nettement formée par l'œsophage qu'elle ne l'est du côté droit.

Les deux sacs cervicaux peuvent communiquer entre eux sur la ligne médiane, dorsalement à l'œsophage, comme l'a déjà dit Campana (1875).

Cette situation du sac cervical sur le côté dorsal du sac interclaviculaire est très importante et doit être bien retenue pour comprendre exactement les rapports de la plus grande partie de la pente craniale du poumon. Cette disposition tout à fait dorsale du sac cervical est bien exprimée par le nom même imposé à ce sac par Bertelli qui l'a appelé « sac supérieur dorsal » mais qui néanmoins l'a méconnu dans sa figure I Tav. LXXIX qui représente le diaphragme ornithique. Natalis Guillot (1846) seul a bien représenté ce point important de la disposition des sacs, lorsque dans sa figure 2, Pl. IV, de beaucoup la plus exacte que nous possédions du toit du sac interclaviculaire, il montre, en incisant ce dernier du côté gauche, la cavité du sac cervical qui lui est sous jacent.

La pente craniale du poumon est assez courte, elle ne s'étend pas au delà du tronc de l'artère axillaire qui forme sa limite antérieure, sa surface n'est point concave et lisse comme celle de la pente caudale, mais elle présente une saillie médiane formée par la bronche qui donne naissance au sac cervical antérieur. De plus, sur le poumon droit, elle présente à son bord médial l'empreinte très marquée de la crosse aortique.

Sac diaphragmatique antérieur. — Sur les coupes frontales qui ouvrent largement la cavité du sac diaphragmatique antérieur, ce dernier a la forme d'un rhomboèdre présentant un bord cranial et un bord caudal obliques de dedans en dehors

et d'avant en arrière, puis deux bords, latéral et médial, parallèles entre eux. Ce sont la paroi latérale du thorax d'une part, le diaphragme thoraco-abdominal d'autre part. Le sac diaphragmatique antérieur recouvre à peu près toute la pente caudale du poumon, le sac diaphragmatique postérieur n'étant en rapport avec elle que par une partie très étroite, sur le bord latéral et caudal de cette face, comme on peut le voir sur la fig. III qui représente schématiquement les rapports des sacs avec la face ventrale. Le toit de la cavité du sac diaphragmatique antérieur a donc la forme d'une voûte à concavité tournée ventralement et qui répond à la pente caudale du poumon. Cette pente est en rapport avec la face dorsale des lobes hépatiques immédiatement sous-jacents aux sacs et qui, lorsque ceux-ci ne sont pas distendus d'une manière forcée, doit se mouler en quelque sorte sur le poumon dont elle n'est séparée que par une mince lame d'air. Owen (1835 et 1866) avait signalé ce rapport des sacs diaphragmatiques en l'exprimant par le terme de « sacs hépatiques » à l'aide duquel il les désignait.

La paroi craniale des sacs diaphragmatiques antérieurs mérite d'attirer l'attention premièrement parce qu'elle est en rapport très intime avec la crête qui sépare les deux pentes pulmonaires l'une de l'autre, et a par conséquent une relation topographique très importante avec la configuration générale du poumon, en second lieu, parce que dans sa partie dorsale et médiane, elle donne passage au conduit aérien du sac interclaviculaire.

On peut lui décrire deux parties. L'une latérale qui s'étend de la paroi thoracique au péricarde, et qui répond au bord cranial oblique du rhomboèdre, formé par la coupe frontale du sac diaphragmatique antérieur, l'autre dorso-médiale, comprise entre les vaisseaux pulmonaires et le péricarde, et qui donne précisément passage au conduit aérien sus-nommé. La partie latérale formée par l'adossement de la paroi caudale du sac interclaviculaire et de la paroi craniale du sac diaphragmatique antérieur ne nécessite pas de description spéciale.

C'est une lame oblique simple. Mais il n'en est plus de même de la paroi dorso-médiale qui est extrêmement compliquée. Elle est formée en effet par le paquet vasculaire qui s'étend du

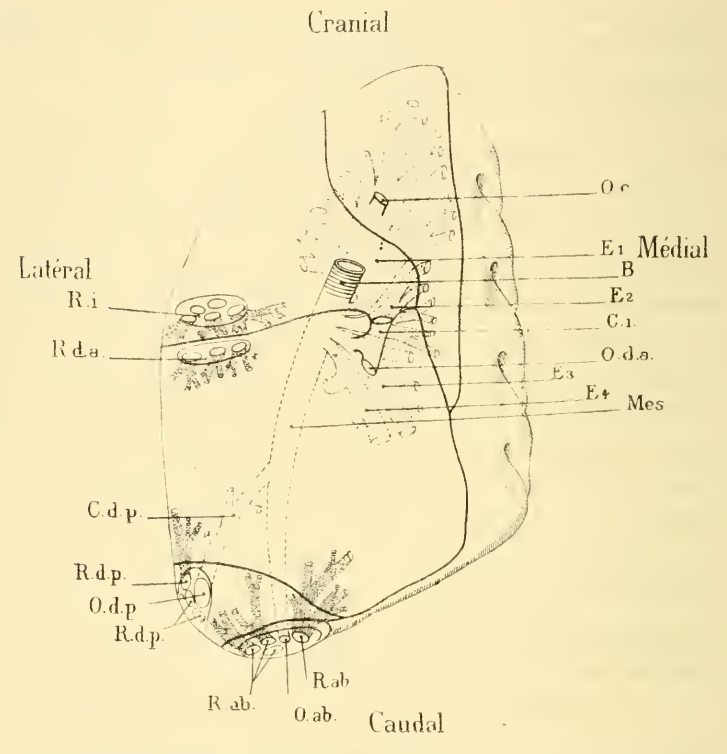


FIG. III. — Schéma montrant les rapports des sacs aériens et de leurs orifices avec la face ventrale du poumon chez le Poulet. Gr. = 1 × 1,5. — *B.* bronche extra-pulmonaire ; *C.d.p.*, canal direct du sac diaphragmatique postérieur ; *C.i.*, canal du sac interclaviculaire ; E_1, E_2, E_3, E_4, première, deuxième, troisième et quatrième entobronches ; *Mes.* mésobronche ; *O.ab.*, orifice direct du sac abdominal ; *O.c.*, orifice direct du sac cervical ; *O.d.a.*, orifice direct du sac diaphragmatique antérieur ; *O.d.p.*, orifice direct du sac diaphragmatique postérieur ; *R.ab.*, orifices récurrents du sac abdominal ; *R.d.a.*, orifice récurrent du sac diaphragmatique antérieur ; *R.d.p.*, orifices récurrents du sac diaphragmatique postérieur ; *R.i.*, orifice récurrent du sac interclaviculaire.

cœur au poumon, et qui comprend : l'artère pulmonaire cranialement, la veine pulmonaire du côté caudal et entre les deux la bronche extrapulmonaire qui pénètre avec les vaisseaux dans le poumon. De plus elle est incomplète, puisqu'elle présente comme on l'a déjà dit un orifice, le conduit aérien du sac

interclaviculaire, qui mène dans ce dernier et fait communiquer les deux sacs interclaviculaire et diaphragmatique antérieur (voy. fig. III). Pour voir cette communication, on coupe les gros troncs artériels transversalement au niveau de la bifurcation de la trachée et on les relève de façon à mettre en évidence ce qu'ils cachaient.

On aperçoit alors la face dorsale du péricarde séparée des bronches extrapulmonaires et des organes sous-jacents à celle-ci par un espace appartenant au sac interclaviculaire. Cet espace continu et impair dans sa portion craniale qui fait immédiatement suite à la bifurcation de la trachée, est au contraire cloisonné dans sa partie caudale par une lame médiane qui s'attache d'une part au péricarde, d'autre part au tube digestif. Du côté caudal, cet espace se prolonge par une sorte de canal ou de tunnel, qui passe dorsalement à la veine pulmonaire et qui vient s'ouvrir dans le sac diaphragmatique antérieur au niveau de son orifice dont il semble constituer en quelque sorte la continuation. C'est le conduit aérien du sac interclaviculaire ou *canal interclaviculaire*. Il a été décrit pour la première fois par Campana (1875). On le voit bien sur la fig. 17 où il se présente sous la forme d'une tige verticale placée en dedans de la bronche extra-pulmonaire. Il est représenté également d'une manière schématique dans les fig. XV, XVI et XVII.

Pour terminer la description de la paroi caudale du sac interclaviculaire, il ne reste plus qu'à mentionner sa partie médiale située en dedans du canal interclaviculaire et qui est constituée en majeure partie par la portion craniale de la base du péricarde.

Il est à remarquer que la bronche extrapulmonaire passe librement en avant de cette paroi, ce qui, étant donnée l'indépendance de la bronche du côté dorsal, indique que cette bronche a du être enserrée entre deux bourgeons du sac interclaviculaire placés l'un dorsalement, l'autre ventralement à elle, et qui ont été certainement indépendants durant un certain temps, avant l'accroissement des cavités qu'ils renfer-

maient et leur confluence autour de la bronche qu'elles enveloppaient.

L'embryologie confirmera d'ailleurs cette interprétation.

Sac diaphragmatique postérieur. — Le sac diaphragmatique postérieur a, sur les coupes frontales une forme triangulaire avec une base tournée cranialement, et un sommet caudal. La base est formée par l'accollement de la paroi caudale du sac diaphragmatique antérieur avec la paroi craniale du sac diaphragmatique postérieur. Elle n'est autre que le bord postérieur du rhomboèdre précédemment décrit. Le bord médial est formé par le diaphragme thoraco-abdominal, le bord latéral par la paroi thoracique. La voûte de ce sac n'est en rapport, comme il a été dit, qu'avec une étendue très restreinte de la face ventrale du poumon et en particulier avec un petit espace triangulaire dont la base est tournée du côté de la paroi thoracique et dont le sommet est sur le bord caudal du poumon (voy. fig. III).

Sac abdominal. — Le sac abdominal, situé dorsalement par rapport à ceux qui viennent d'être étudiés jusqu'ici, n'a aucune relation avec la face ventrale du poumon et se trouve tout entier sur le bord caudal de cet organe. Il est séparé du sac diaphragmatique postérieur par une crête fibreuse saillante qui s'attache au bord caudal de la face ventrale du poumon : puis il s'étend de là en arrière et perd presque immédiatement contact avec le tissu pulmonaire ; il n'a par conséquent pas d'intérêt au point de vue où nous nous sommes placés.

RÉSUMÉ

Après la description qui vient d'être donnée des rapports des différents sacs avec le poumon, il est facile de reprendre l'étude de la face ventrale de cet organe envisagée dans son ensemble. Cette étude est d'autant plus nécessaire que les auteurs, même

les plus récents, ont très mal représenté les choses dans leurs descriptions et dans leurs figures. Ceux-là seuls se sont occupés de cette question qui ont traité de l'anatomie du diaphragme ornithique. Sans reprendre une à une leurs observations, il suffit de montrer l'erreur commise par deux des auteurs qui ont le plus exactement étudié la question pour faire voir combien notre travail conduit à une conception différente de celle admise jusqu'ici. Bertelli (**1905**) aussi bien que Sappey (**1847**) représentent tous deux la face ventrale du poumon comme occupée par une lame horizontale formant une sorte de voûte à concavité ventrale qui divise la cavité thoracique, en une partie dorsale renfermant le poumon et une partie ventrale occupée par les sacs aériens et les viscères. A cette lame ils ont donné le nom de diaphragme · « diaphragme ornithique » (Bertelli), « diaphragme pulmonaire » (Sappey). Si l'on compare la figure I Tav. LXXIX de Bertelli qui se rapporte au Poulet et les figures 3, Pl. 1 et fig. 1, Pl. 2, de Sappey qui concernent toutes deux le Canard, on voit que pour ces deux auteurs, le diaphragme horizontal tendu sur la face ventrale des poumons va depuis la première côte en avant jusqu'au bord caudal du poumon en formant une lame absolument continue. Or, il est clair que cette lame n'est point du tout une unité anatomique, qu'elle ne forme point un organe distinct, mais qu'elle résulte de la réunion de plusieurs lames différentes décrites séparément ci-dessus. Le diaphragme représenté par Sappey et par Bertelli est un artefact anatomique résultant d'une dissection trop complète des sacs, et évidemment aussi de la tendance à retrouver dans l'appareil pulmonaire des Oiseaux, une membrane capable de jouer le rôle du diaphragme musculaire des Mammifères. La complication des parties en présence, la difficulté de représenter par le dessin les cavités des sacs et les accidents très nombreux de surfaces avoisinantes expliquent aisément la facilité de créer des lames en partie artificielles comme l'est le diaphragme total de ces auteurs; et si nous comparons la figure 3, Pl. IV, de

SAPPEY qui représente les viscères en place et les sacs ouverts, avec sa figure 3, Pl. I, qui représente le diaphragme, nous voyons clairement que toute la surface qui entoure les bronches, pour ne parler que de celle-là, a été fortement schématisée dans cette dernière figure, les saillies des troncs carotidiens et de la thyroïde ne sont plus représentées et les troncs vasculaires qui pénètrent dans le poumon sont évidemment eux-mêmes schématisés, enfin l'œsophage n'est point figuré. Il ne l'est pas davantage dans le dessin de BERTELLI.

Il est clair que dans les figures de ces auteurs, la lame formée par l'accolement des parois caudales du sac interclaviculaire et craniale du sac diaphragmatique antérieur a été détruite sans laisser de traces, ce qui pourrait tenir du reste à ce que la préparation a été faite sur le frais où la rétractibilité des membranes fait aisément disparaître des lambeaux coupés à quelque distance de leur insertion. Il est clair aussi que toute la partie craniale du diaphragme décrit par SAPPEY et BERTELLI, c'est-à-dire toute la partie située en avant du hile du poumon, n'est point comme la partie caudale du même diaphragme, en rapport direct avec la surface pulmonaire ; elle en est séparée par toute la cavité du sac cervical de chaque côté, et cette prétendue partie craniale n'est autre chose que la paroi dorsale du sac interclaviculaire, unie à la paroi ventrale du sac cervical et formant la voûte du sac interclaviculaire. BERTELLI, comme SAPPEY, a absolument méconnu la direction de la pente craniale du poumon, et ne s'est point rendu compte de l'intervalle qui la sépare de cette voûte. Or, la pente craniale du poumon qui est souvent si courte que l'on ne peut lui attribuer une longueur dans le sens longitudinal, n'offre point comme la pente caudale de revêtement comparable à un diaphragme, elle est recouverte simplement par la paroi dorsale du sac cervical, dans laquelle rien ne peut être représenté comme un diaphragme véritable. En effet la forme légèrement convexe ventralement de la face ventrale du poumon, dans sa pente craniale, s'oppose complètement à ce que l'on puisse comparer

le feuillet dorsal du sac cervical qui la revêt, au diaphragme qui recouvre la pente caudale.

Pente craniale et pente caudale de la face ventrale du poumon ont donc toutes deux des rapports spéciaux et très différents pour l'une et pour l'autre. La pente caudale seule est en rapport avec le diaphragme ornithique qui, chez le Poulet, est formé exclusivement par la voûte du sac diaphragmatique antérieur, et d'ailleurs le rôle même de ce diaphragme est des plus douteux. Les principaux résultats exposés dans ce résumé ont déjà été publiés dans ma note du 29 juillet 1911 (A. Juillet, **1911** *d*).

CHAPITRE II

PRINCIPALES VOIES AÉRIENNES INTRAPULMONAIRES

Étude macroscopique

Lorsqu'on isole un poumon sur un animal injecté à l'alcool selon le procédé indiqué p. 210, il forme un organe spongieux de consistance faible, revêtu sur toute sa surface d'une mince couche conjonctive lisse et continue, sauf au niveau des orifices des sacs aériens dont on parlera plus tard. A travers cette mince paroi conjonctive, on aperçoit sur toute la surface du poumon et particulièrement sur la face ventrale, un dessin formé par les conduits aériens vides et par le parenchyme pulmonaire de couleur jaunâtre qui leur est interposé. Sur la pente craniale, les voies aériennes forment des conduits disposés en éventail. Sur la pente caudale au contraire, ces conduits très flexueux s'ouvrent les uns dans les autres en formant un véritable labyrinthe de voies aériennes séparées par des bandes également flexueuses et entrelacées de parenchyme pulmonaire. Cet aspect si particulier, si différent de celui des autres poumons qui mon-

trent toujours une tendance à la formation de lobules polygonaux, si nets chez les Mammifères, est encore augmentée par le fait que plusieurs gros troncs bronchiques se distinguent aisément sur la face ventrale et montrent des caractères tout à fait particuliers. En effet, immédiatement sous-jacents à la membrane connective, ils n'offrent du côté ventral qu'une paroi très mince, absolument dépourvue de canalicules aérifères (parenchyme pulmonaire). A travers cette paroi, on aperçoit facilement de nombreux orifices, très visibles à l'œil nu, qui criblent leur face dorsale et conduisent dans le parenchyme pulmonaire qui la revêt.

Ainsi un premier trait caractéristique du poumon des Oiseaux consiste dans la position très superficielle des grosses bronches, et dans la présence de bronches ou de conduits aériens tout à fait périphériques, de calibre assez développé cependant pour être suivis à l'œil nu et pouvoir être rattachés à leurs troncs originels sans autre préparation. La minceur de la paroi connective qui recouvre à la surface du poumon ces voies aériennes de différents calibres, et la facilité avec laquelle on les déchire, permettent de saisir tout d'abord un caractère très particulier du poumon des Oiseaux, à savoir que ce poumon est perforé par une série de conduits grossiers qui viennent jusqu'auprès de sa surface et que par le fait, son parenchyme est beaucoup plus perméable que celui des poumons des Mammifères.

Mais les préparations simplement fixées à l'alcool, selon le procédé indiqué, sont insuffisantes pour permettre d'étudier l'anatomie de ces voies aériennes. Elles ne peuvent être employées que pour l'étude des gros troncs qui font immédiatement suite à la bronche extra-pulmonaire lorsqu'elle est entrée dans le poumon.

Si on ouvre le poumon sur une sonde cannelée enfoncée dans la bronche intra-pulmonaire, on distingue facilement les gros troncs qui naissent sur cette dernière, et l'on voit aussi que ces troncs se dirigent immédiatement vers la périphérie

où ils s'étalent, tandis que dans le centre du poumon il en existe un seul qui continue à peu près la direction de la bronche extra-pulmonaire et forme la bronche souche ou « mésobronche » des auteurs.

La bronche extra-pulmonaire est dirigée de dedans en dehors. Dès qu'elle est entrée dans le poumon elle est remplacée par le *vestibule.*

Vestibule. — Le vestibule est un conduit court, dirigé ventro-dorsalement et cranio-caudalement, qui ne continue pas tout à fait la direction de la bronche extra-pulmonaire, mais se rapproche un peu plus de la ligne médiane, formant avec la bronche un angle très obtus pour se rapprocher de la partie médiale du poumon, dont il s'écarterait s'il continuait à cheminer dans le même sens. Pour certains auteurs il constitue un léger renflement ovalaire : chez le Poulet il ne se distingue point ainsi par un changement de calibre, mais seulement par la constitution histologique de ses parois, comme on le verra. Il répond à la partie du tronc aérien intrapulmonaire où naissent les entobronches (fig. 1). Le vestibule se termine au bord cranial de la première ectobronche, et se distingue très bien des autres voies aériennes parce que dans toute son étendue, mesurant chez le Poulet sept millimètres environ, sa surface interne est parfaitement lisse et continue, et ne présente pas d'autres trous que ceux des entobronches. Il est muni du côté dorsal d'un certain nombre d'anneaux cartilagineux comparables à ceux de la bronche extra-pulmonaire. Sur son bord médial, le vestibule porte d'habitude quatre gros orifices bronchiques disposés d'avant en arrière et séparés l'un de l'autre seulement par un éperon vertical qui ne fait point saillie dans la lumière du vestibule : ce sont les orifices des entobronches.

Mésobronche. — Le vestibule est continué par la mésobronche, laquelle située dans la profondeur du poumon, beaucoup plus près du côté dorsal que du côté ventral, se porte vers le bord caudal du poumon en décrivant une ligne

légèrement courbe et vient se terminer sur ce bord au niveau de l'orifice du sac abdominal (ostium posterius.)

La mésobronche se distingue du vestibule non seulement par son calibre régulièrement décroissant, mais par sa paroi interne, non plus lisse et continue comme celle du vestibule, mais criblée d'orifices plus ou moins larges formés par les parabronches. D'autres orifices plus importants se trouvent encore sur le bord médio-dorsal de la mésobronche : ce sont les orifices des ectobronches, au nombre de six à huit chez le Poulet (fig. 3). Ces orifices se succèdent dans l'ordre suivant : le premier, à partir du côté cranial est large, arrondi et placé bien exactement sur la face dorsale de la mésobronche : deux autres conduits à peu près du même diamètre le suivent, séparés l'un de l'autre par une bande étroite qui ne fait pas saillie dans la lumière de la mésobronche. Ces orifices ne sont pas placés exactement sur la même ligne droite que le précédent, mais se détachent en dedans de cette ligne, se rapprochant ainsi du bord médial de la mésobronche, et cette disposition se poursuit jusqu'au cinquième orifice qui est placé tout à fait sur le bord médial. La quatrième ectobronche est séparée de la troisième par un intervalle plus large que celui qui est compris entre les premières ectobronches. L'intervalle situé entre les quatrième et cinquième est encore plus développé. Après la cinquième ectobronche on distingue encore deux ou trois orifices de grosseur intermédiaire entre ceux des ectobronches précédentes et les orifices des parabronches qui criblent le reste de la mésobronche. Ces orifices appartiennent à la sixième ectobronche et à quelques bronches dorsales qui se distinguent mal des parabronches avoisinantes. Elles deviendront peut-être, chez les espèces à poumon plus allongé, des troncs bien distincts à ajouter aux six premières ectobronches.

Les faces ventrales et latérales pe la mésobronche qui sont en dehors de l'insertion des grosses bronches dont il vient d'être question, se montrent criblées d'une série de trous de diamètre

inférieur à celui des ectobronches, ce sont les orifices de parabronches dont on parlera plus loin. Sur le bord externe de la mésobronche on distingue, parmi ces orifices, quelques-uns plus volumineux et de dimensions intermédiaires entre celles des orifices ectobronchiques et des orifices parabronchiques ordinaires. Ils appartiennent à un petit nombre de bronches dirigées vers le bord latéral du poumon et qui forment pour Campana (1875) un groupe bronchique particulier auquel il a donné le nom de « bronches secondaires externes ». A cause de leurs faibles dimensions, ces bronches sont difficiles à distinguer chez l'adulte, au milieu des bronches qui les environnent ou qui en partent, mais elles ont évidemment une importance particulière parce qu'elles apparaissent de bonne heure chez l'embryon, sur la face externe de la mésobronche : on en reparlera plus loin. L'une d'entre elles forme le *canal direct du sac diaphragmatique postérieur.*

Ce canal est caractérisé par ce fait que son calibre croît d'avant en arrière, si bien que l'on pourrait considérer sa portion distale comme une partie du sac diaphragmatique postérieur enfermée dans le poumon et cela pour deux raisons, premièrement à cause de sa largeur qui contraste vivement avec celle des grosses bronches qu'elle dépasse beaucoup lorsqu'elle arrive vers le diaphragme pulmonaire, et secondement parce que ses dimensions sont en quelque sorte inverses de celles des grosses bronches, puisqu'elles vont en croissant à mesure que ce canal s'éloigne de son point d'origine. Nous reviendrons plus loin sur ce canal.

L'injection à l'alcool permet de suivre l'origine des troncs bronchiques, mais ceux-ci ont une paroi trop faible, lorsqu'ils touchent la périphérie et une individualité trop peu accusée, par suite de l'absence d'anneaux cartilagineux, pour qu'il soit possible de les suivre dans leur trajet ultérieur. Il faut absolument recourir à un artifice de technique pour en obtenir des préparations exactes et permanentes. Le meilleur moyen consiste certainement dans les injections métalliques dont il a été

question. Grâce à celles-ci, on peut étudier en détail toutes les voies aériennes intra-pulmonaires et en donner une description exacte.

Description des gros troncs bronchiques

Les canaux aériens qui font suite au vestibule ne présentent point une structure différente selon leur parcours et sont essentiellement constitués de la même façon tout près de leur origine sur le vestibule ou sur la mésobronche et dans le reste de leur trajet. Au point de vue histologique, tous ces canaux mériteraient donc le même nom de « bronches ». Cependant comme ils n'ont pas tous la même grosseur et que certains d'entre eux servent de troncs à un plus grand nombre de canaux aériens que les autres il est bon de les distinguer par quelques noms particuliers comme l'ont fait différents auteurs.

Sappey (1847) avait divisé les bronches du poumon des Oiseaux en deux groupes :

1° Celles qui s'étendent sur la face ventrale ou diaphragmatique, « bronches diaphragmatiques » ;

2° celles qui s'étendent sur la face dorsale, sous les côtes, « bronches costales ».

Huxley (1882) proposa le nom d' « entobronches » pour les bronches diaphragmatiques et d' « ectobronches » pour les costales. Plus commodes que les précédents à cause de leur unité, ces termes ne sont pas sans défauts, parce que les préfixes *ento* et *ecto* n'ont pas une signification suffisamment précise et pourraient être confondus avec médial et latéral, ce qui serait une erreur au point de vue de la position relative des troncs qu'ils désignent. Nous les conserverons cependant pour leur brièveté et à cause de l'usage, en faisant bien remarquer cependant que le mot *ectobronches* désigne les bronches les plus extérieures par rapport à l'ensemble de l'animal, celles qui sont les plus voisines des téguments, tandis que le mot *entobronches* désigne les conduits aériens qui sont dirigés vers la profondeur de l'animal.

Cette explication était d'autant plus nécessaire qu'elle répond encore à une autre objection que l'on pourrait faire à ces termes, à savoir que le mot entobronches est susceptible de faire penser à des bronches internes par rapport au poumon et qui s'opposeraient ainsi aux bronches externes ; or le poumon des Oiseaux se distingue précisément de celui de tous les autres animaux en ce que ses gros troncs bronchiques deviennent très vite superficiels et ne se ramifient qu'arrivés à la surface même du poumon où on les aperçoit par transparence.

A cause de cette disposition, nous décrirons tout d'abord la manière dont les principaux troncs bronchiques s'étalent et se ramifient sur toutes les faces de l'organe, pour parler ensuite des rameaux qu'ils envoient dans sa profondeur.

Ectobronches et entobronches sont donc les principaux troncs originels des bronches qui courent à la surface des poumons, aussi bien que de celles qui s'enfoncent dans leur épaisseur. Mais si elles engendrent la plupart des bronches superficielles, elles ne les donnent cependant pas toutes et un certain nombre de celles-ci, par une exception unique, loin de tirer leur source de bronches plus centrales qu'elles, viennent au contraire de portions de voies aériennes tout à fait périphériques, extra-pulmonaires, et en réalité des sacs aériens.

Ces dernières bronches que je crois être le premier à décrire dans l'appareil pulmonaire des Oiseaux en leur donnant leur véritable signification, méritent donc le nom de *bronches récurrentes* et se caractérisent par le fait qu'elles sont plus larges à leur extrémité distale qu'à leur extrémité proximale. Mais elles se ramifient abondamment comme les autres bronches superficielles du type commun et s'anastomosent avec elles de manière à former un réseau de voies aériennes absolument continu. Ces bronches récurrentes occupent une surface assez grande dans la moitié postéro-latérale du poumon des Oiseaux. Nous les étudierons plus tard en indiquant le sac aérien auquel chaque groupe d'entre elles appartient.

Campana (1875), dans sa description si fouillée du poumon du Poulet, décrivit trois sortes principales de bronches : « la bronche primaire » ou « bronche souche » qui traverse le poumon d'avant en arrière et qui correspond à la mésobronche, des « bronches secondaires », enfin des « bronches tertiaires ». Les bronches secondaires forment pour Campana quatre groupes qui sont :

1° Le système des grandes bronches divergentes ;

2° le système des bronches internes ;

3° le système des bronches externes ;

4° le système des bronches postérieures ou dorsales.

Le « système des grandes bronches divergentes » répond aux bronches diaphragmatiques de Sappey (1847). Le « système des bronches secondaires internes » répond au système des bronches costales du même auteur. Le « système des bronches secondaires externes » répond à ce petit groupe de bronches formées par les troncs nés sur le bord externe de la mésobronche et dont nous avons parlé plus haut. On les voit bien dans la fig. 2 où elles sont représentées par trois troncs naissant sur la mésobronche du côté opposé aux ectobronches. Enfin le « système des bronches secondaires postérieures » ou « dorsales » est constitué par une série de bronches faisant transition entre les secondaires et les tertiaires et qui naissent soit sur la mésobronche, soit sur les secondaires externes et les ectobronches qu'elles relient entre elles, en passant sur la surface dorsale du poumon, comme on le voit dans la fig. 2. Ce dernier système de l'aveu même de Campana (1875, p. 42) ne peut pas se rattacher à de véritables bronches secondaires, parce qu'il renferme beaucoup de conduits nés sur les bronches secondaires elles-mêmes, et appartenant par conséquent au système tertiaire. On peut donc sans inconvénient n'en point tenir compte, et, à cause de la profondeur du système des bronches secondaires, à cause de leur faible diamètre et des transitions insensibles qu'elles montrent avec les parabronches, on peut aussi laisser de côté ce groupe bronchique, pour n'admettre à une descrip-

tion particulière que celles répondant aux bronches diaphragmatiques et costales de Sappey.

Entobronches. — Les entobronches sont toutes situées sur la face ventrale des poumons (voy. fig. 1).

La première entobronche (fig. 1, E_1) est formée par un gros tronc court dirigé cranialement qui s'épanouit bientôt en trois rameaux principaux : un *latéral* qui vient sur le bord latéral du poumon et présente une direction plus ou moins transversale : il s'étale en un éventail qui couvre le tiers latéral de la pente craniale du poumon et fournit des rameaux qui s'anastomosent avec les conduits les plus antérieurs de la pente caudale. Une autre branche également transversale se dirige sur le bord médial du poumon et fournit les parabronches de la face médiale qui entourent la troisième côte (*rameau médial*). Le troisième rameau ou *cranial* engendre toutes les bronches du sommet du poumon en se divisant en éventail d'une manière plus ou moins pennée. Le tronc de ce rameau principal porte l'orifice du sac cervical (*o. c.* fig. 1). Dans ce cas, on voit que la première entobronche fournit tous les rameaux bronchiques de la face ventrale du sommet du poumon ou en d'autres termes toutes les bronches de la pente craniale. Parfois, la partie de cette pente craniale qui est formée par le rameau transverse médial de la première entobronche vient au contraire de la deuxième entobronche (voir fig. II *a.*)

La deuxième entobronche (fig. 1 E_2) varie un peu dans sa distribution suivant le mode de ramification de l'entobronche précédente et parce qu'elle peut ou non se charger du territoire pulmonaire appartenant dans certains cas au rameau transverse médial de l'entobronche précédente. Dans le cas où elle est la plus réduite, la deuxième entobronche fournit seulement quatre parabronches consécutives qui se dirigent sur la face médiale du poumon où nous les retrouverons plus tard. Si sa distribution est plus étendue, elle peut remplacer trois ou quatre parabronches du rameau transverse médial de la première

entobronche. La deuxième entobronche ne se borne pas du reste à se distribuer dans le territoire médial, mais elle envoie du côté latéral un rameau qui contourne dorsalement le vestibule et vient s'épuiser dans le reticulum bronchique de la partie latérale du poumon au voisinage immédiat de l'orifice récurrent du sac interclaviculaire. Cette branche n'a pas été représentée dans la figure 1 pour éviter une complication qui aurait beaucoup embrouillé le dessin. Comme elle passe sur le côté dorsal du vestibule ou de la bronche prolongeant la trachée, on peut l'appeler *rameau dorsal* de la deuxième entobronche. Ce rameau se développe de bonne heure chez l'embryon et il est bien visible sur la figure 4 E_2, *r. d.*

La troisième entobronche (fig. 1 E_3) s'étend depuis le voisinage du point d'entrée de la bronche extra-pulmonaire jusque vers l'extrémité caudale du poumon. Elle se dirige obliquement d'avant en arrière et de dehors en dedans : elle émet seulement six à sept parabronches rangées toutes sur son bord médial et présente par suite une disposition semi-pennée. Sur son bord latéral, elle émet une bronche oblique qui l'unit à la quatrième entobronche. Près de son origine elle porte un orifice pour le tronc commun des deux sacs interclaviculaire et diaphragmatique antérieur *O. c. i. d.*

La quatrième entobronche (fig. 1. E_4) a une distribution assez étendue. Elle comprend un tronc accolé à celui de la troisième entobronche sans l'interposition d'aucun tronc bronchique, et couvre de ses ramifications la plus grande partie de la pente caudale du poumon. Pour cela, elle émet au voisinage même de son origine un *tronc transverse* (fig. 1. E_4 *r. t.*) se dirigeant latéralement et croisant ventralement la mésobronche et qui vient se terminer sur le bord latéral du poumon, un peu en arrière de la moitié de cet organe. Ces deux branches de la quatrième entobronche, tronc principal et branche transverse, circonscrivent un peu plus d'un angle droit dont toute la surface est occupée par un réseau de bronches très fréquemment anastomosées entre elles et avec les bronches récurrentes

venues du sac diaphragmatique postérieur et du sac abdominal. Entre le rameau transverse de la quatrième entobronche, et celui de la première se trouve également une surface occupée par un réseau bronchique venu de plusieurs sources, à savoir des rameaux transverses latéraux de la première et de la quatrième entobronche et des rameaux récurrents qui se trouvent dans cette région venant du sac diaphragmatique antérieur et du sac interclaviculaire.

G. Fischer (1905) a donné des bronches diaphragmatiques une description assez confuse et à laquelle il y a plusieurs reproches à faire. Dans la première entobronche, il distingue le rameau cranial sur lequel s'ouvre le sac cervical, sous le nom de « Bronchus cervicalis ». Ce nom pourrait être conservé. Il ne signale pas le rameau médial, mais il décrit le rameau latéral sous le nom de « Bronchus clavicularis », qu'il fait se prolonger jusque vers le bord caudal de la bronche extra-pulmonaire. Le sac interclaviculaire s'ouvre d'après lui sur ce rameau bronchique : l'orifice qu'il signale ici est très certainement l'orifice récurrent de ce sac dont il a mal saisi les rapports exacts. Ce rameau bronchique est mis d'autre part en relation à son extrémité avec le sac diaphragmatique antérieur par une étroite ouverture qu'il désigne dans la figure 2, Taf. I, sous le nom d' « Ostium intermedium anterius », c'est-à-dire comme, orifice direct de ce sac, qui naîtrait ainsi sur la première entobronche, quoique dans son texte (p. 11), il fasse naître ce sac sur « Bronchus diaphragmaticus anterior », (troisième entobronche).

Le rameau médial de la deuxième entobronche est appelé par lui « Bronchus medialis » et il réserve le nom de « Bronchus clavicularis dorsalis » au rameau dorsal de cette entobronche.

La troisième entobronche est divisée par G. Fischer en deux parties : il l'appelle « Bronchus diaphragmaticus anterior » dans la zone où elle voisine avec le vestibule et « Bronchus caudalis » dans sa partie caudale. « Bronchus diaphragmaticus anterior » présente d'autre part dans la figure 5, Taf. I, un orifice

qu'il ne désigne par aucun signe, mais qui d'après le texte est probablement l'orifice direct du sac diaphragmatique antérieur.

Enfin, il donne le nom de « Bronchus lateralis » au tronc principal et au rameau transverse de la quatrième entobronche.

Si l'on peut accepter, à la rigueur les dénominations que cet auteur attribue aux deuxième, troisième et quatrième entobronches, je ne puis admettre sa conception d'un sac interclaviculaire et d'un sac diaphragmatique antérieur, s'abouchant directement dans le rameau transverse latéral de la première entobronche. Je ne sais, il est vrai, à quel Oiseau l'auteur a voulu faire allusion : les figures précitées ne portent aucune indication à ce sujet, elles sont entièrement schématiques, et la description que l'auteur donne de ces bronches ventrales dans son texte est, comme nous l'avons signalé, en désaccord avec ses figures.

Ectobronches. — Les ectobronches sont difficiles à séparer les unes des autres sur la face dorsale après les injections métalliques. Cela tient :

1° à ce qu'il n'y a pas une opposition aussi marquée qu'à la face ventrale entre les troncs d'origine et leurs premières ramifications dont le diamètre se rapproche plus du leur ;

2° à ce que les sillons déterminés par les côtes divisent parfois profondément certaines ectobronches, au point de faire croire à deux rameaux bien distincts, alors qu'il s'agit en réalité du même.

Dans le cas où l'injection métallique est moins bien réussie, et où le réseau superficiel des petites bronches latérales qui recouvrent les origines des ectobronches n'a pas été conservé dans son entier, on peut voir que les ectobronches naissent toutes dans la profondeur du poumon et viennent s'épanouir sur la face dorsale en se dirigeant aussi bien du côté médial que vers le sommet du poumon, de telle sorte qu'elles fournissent seulement la partie médiale de cet organe et son sommet (fig. 2). La partie latérale est en dehors de leur domaine, sauf

par les connexions anastomotiques qu'elle peut prendre avec ce dernier. Des troncs anastomotiques courts (fig. 2 et fig. II *an.*) s'observent encore très aisément entre les gros rameaux des ectobronches sur la face dorsale et permettent une communication facile entre elles.

La première ectobronche (fig. 2 Ect_1) fournit des rameaux à toute la pointe du poumon. Ces rameaux dorsaux s'anastomosent avec des rameaux ventraux venus de la première entobronche, et complètent ainsi le cercle des voies aériennes de ce côté. Ces anastomoses forment une ligne parallèle au bord latéral du poumon et qui se voit très bien sur toutes les préparations (fig. 2 *an*).

La deuxième ectobronche (fig. 2 Ect_2) fournit toute la partie des bronches de la face dorso-médiale comprise entre la troisième et la quatrième côte ; un rameau même de cette ectobronche est situé caudalement à la quatrième côte.

La troisième ectobronche (fig. 2 Ect_3) a un territoire plus réduit et ne donne au poumon que trois à quatre grosses parabronches, qui vont sur la face médiale et ne dépassent pas en arrière la cinquième côte.

Le territoire compris entre la cinquième et la sixième côte est fourni par les quatrième et cinquième ectobronches (fig. 2, Ect_4 et $_5$), peu ramifiées.

La sixième ectobronche (fig. 2 Ect_6) se dirige presque perpendiculairement à la sixième côte, qu'elle croise et fournit les quelques tubes bronchiques situés sur la face dorsale du poumon en arrière de cette sixième côte. On rencontre parfois une septième ectobronche dont les rameaux se portent principalement sur l'extrémité caudale du bord médial et entrent en rapport direct avec les bronches récurrentes du sac abdominal.

Comme il a été dit, la présence des sillons costaux gêne beaucoup pour suivre le trajet des diverses ectobronches, et pour avoir une bonne idée de leur disposition nous prions de comparer les photographies des moulages métalliques (fig. 14 *b*) à la figure schématique précitée.

On voit par cette description que les premiers conduits aériens qui naissent sur le vestibule ou sur la mésobronche, se dirigent sur les faces opposées du poumon et s'épanouissent sur ces faces en rameaux plus petits : les parabronches.

Entobronches, ectobronches et parabronches ont exactement la même structure : elles n'ont pour ainsi dire pas de paroi propre isolable leur lumière n'étant limitée que par les éperons que forment les parois des conduits aériens de petit calibre, répandus dans le parenchyme pulmonaire et qui s'ouvrent perpendiculairement dans cette lumière. Nulle part on ne voit d'anneaux cartilagineux sur le trajet des entobronches et des ectobronches, et leur structure ne diffère pas à leur racine, où elles sont très larges, et à leur extrémité où elles se continuent sans transition brusque avec les parabronches qui en naissent. Celles-ci présentent exactement les mêmes caractères et sont comme les bronches principales de calibre bien différent, étant en général plus larges à la périphérie que dans la profondeur ou chez certains Oiseaux que chez d'autres. Ainsi les parabronches superficielles sont particulièrement puissantes chez le Poulet où leur calibre atteint sur les faces pulmonaires jusqu'à 2 millimètres, tandis que dans la profondeur du poumon il n'est plus que de 1 millimètre. Dans tous les autres Oiseaux que j'ai examinés, les parabronches superficielles sont beaucoup plus grêles que chez le Poulet et se distinguent par là plus facilement des ectobronches, comme on le voit chez le Canard et le Pigeon (fig. 20, 30, 31, 32).

Sur les moules métalliques, le parenchyme pulmonaire, évidemment comprimé par le poids de la masse, est un peu réduit dans ses dimensions, et les parabronches se touchent presque toutes, laissant à peine entre elles des interstices étroits, de sorte que le poumon paraît être presque exclusivement constitué par un lacis serré de voies aériennes. L'examen des coupes de poumons injectés à l'alcool ou par les fixateurs ordinaires, permet de rectifier ce que ces préparations ont d'un peu défectueux : elles montrent bien d'ailleurs, que les moules

métalliques ne font qu'exagérer un peu la disposition fondamentale des poumons des Oiseaux, dans laquelle les conduits aériens tiennent une si grande place par rapport au parenchyme (voir fig. XI). Il semble aussi que la masse métallique tende à se dilater un peu par le refroidissement : elle se moule en effet exactement sur les moindres accidents de la surface des conduits aériens, et montre le plus souvent sur ces derniers, sous la forme d'une petite mosaïque saillante (voir en particulier fig. 23 *b*) les orifices des premiers conduits aériens du parenchyme qui mesurent seulement 0 mm. 09 à 0 mm. 12.

Cette discussion met en relief les avantages et les défauts que présentent les moulages métalliques ; elle permet aussi de se rendre compte que, pour la description macroscopique des voies aériennes, ils ne présentent que des avantages et peuvent être employés non seulement sans aucun inconvénient, mais avec le plus grand profit.

Circuits bronchiques. — Les voies aériennes remplies par la masse métallique forment des tubes légèrement flexueux, et de diamètre progressivement décroissant jusqu'à une certaine limite cependant, à partir de laquelle ils se continuent sous la forme de cylindres parfaits pour s'anastomoser avec des tubes de même diamètre venus d'autres points de la surface pulmonaire et fermer ainsi le circuit des voies aériennes. Tous ces tubes sont fréquemment unis les uns avec les autres par des anastomoses transverses : ils ne se terminent jamais en cul-de-sac, mais se continuent régulièrement les uns dans les autres, ceux qui viennent de la face dorsale s'unissant avec ceux de la face ventrale, et il en est de même dans l'épaisseur du poumon. Cette disposition doit être étudiée avec soin pour ne laisser aucun doute sur son existence et pour préciser la manière dont s'effectuent les communications entre les différents canaux venus des principales sources précitées. Pour cela, examinons la surface pulmonaire où les parabronches sont plus volumineuses et où ces communications ont, par suite, une grande importance. Cette surface peut être grossièrement

divisée en trois territoires : la face ventrale, la face dorsale et la face médiale.

A la face ventrale (voir fig. 1 et 14 *a*), les parabronches sont toutes placées les unes à côté des autres de façon à recouvrir toute la surface d'une manière parfaitement continue. Les parabronches de la pente craniale en particulier, sont d'un calibre plus volumineux, en rapport avec leur origine sur les gros rameaux de la première entobronche. Elles sont très serrées les unes contre les autres, ne laissant presque plus de place au parenchyme pulmonaire très réduit dans cet endroit, et s'étalent à la surface du sommet du poumon en ne montrant que de très rares anastomoses. Les parabronches situées sur le côté latéral, arrivées sur le bord cranial, se recourbent brusquement et passent sur la face dorsale du poumon : qu'elles suivent sur une certaine longueur puis, elles viennent s'unir avec les parabronches de la première ectobronche suivant une ligne d'anastomoses, merveilleusement dessinée sur certains moulages (fig. 14 *b* et 23 *b*.) et représentée sur la figure 2 *an*. Les parabronches du côté médial comme la plupart des parabronches issues des trois entobronches suivantes, se recourbent à angle droit lorsqu'elles arrivent sur le bord médial du poumon, puis passent sur la face médiale (fig. 3).

On observe donc sur cette dernière, une série de parabronches issues des quatre entobronches successives et dirigées de bas en haut ou ventro-dorsalement. Ces parabronches en majeure partie parallèles entre elles, présentent cependant des inflexions assez marquées au niveau des côtes qu'elles enveloppent : elles sont unies entre elles par une série de petites anastomoses transverses, étroites, que l'on observe très facilement sur le moulage, fig. II *b*. Arrivées vers le bord dorsal du poumon, elles s'unissent avec les parabronches issues des ectobronches, suivant une deuxième ligne d'anastomoses, très facile à suivre sur la photographie précédente et sur la fig. 3 *an*.

Toutes ces anastomoses sont très visibles par suite d'une

disposition spéciale qui permet à défaut d'autres caractères et de tout changement de calibre en particulier, de reconnaître que l'on abandonne une espèce de rameau pour passer à une autre. Ce caractère est que l'anastomose s'effectue toujours par une double bifurcation appartenant à chacune des parabronches correspondantes. Les parabronches ventrales et les parabronches dorsales qui vont s'anastomoser ne sont pas dans le prolongement l'une de l'autre, mais alternent, se bifurquent à leur extrémité et ce sont ces bifurcations très courtes qui établissent ces anastomoses.

La démonstration des anastomoses entre les bronches des deux faces pulmonaires est extrêmement importante parce qu'elle montre bien un des caractères fondamentaux du poumon des Oiseaux, qu'il importe absolument de connaître si on veut comprendre cet organe. Ce caractère consiste dans ce fait que nulle bronche ne se termine en cul-de-sac dans l'appareil pulmonaire et que toutes, au contraire, se continuent les unes dans les autres par des anastomoses constantes, qui les lient en un ensemble de conduits communicants, contrairement à ce qui se passe chez les autres animaux où l'arbre bronchique forme des ramifications toujours closes à leur extrémité et sans communications entre elles. Ces anastomoses bronchiques constituent les circuits aériens, déjà décrits par Campana, mais qui semblent avoir été négligés par tous les auteurs qui lui ont succédé, car on ne peut considérer comme suffisante la description de l'anastomose des parabronches donnée par G. Fischer (1905).

Les anastomoses bronchiques ne se voient pas seulement aux extrémités des conduits provenant des grosses bronches : elles s'observent également sur le parcours de ces conduits eux-mêmes.

Nous avons précisément signalé comme un caractère des bronches de la pente craniale de ne s'anastomoser que rarement entre elles. C'est là une véritable exception dans la constitution de l'arbre aérien qui s'expliquera plus tard par un trait de cette

région : absence de bronches récurrentes qui permet au point de vue physiologique l'absence de ces anastomoses. Mais dans tout le reste de la surface du poumon les anastomoses sont extrêmement nombreuses et multipliées. On les voit s'établir d'après certains moulages, sur les premières parabronches à leur naissance des ectobronches. Ces anastomoses sont courtes, transversales ou obliques et elles se multiplient sur toute la surface du poumon comprise en dehors des gros troncs bronchiques, aussi bien sur la face dorsale que sur la face ventrale.

Les deux moulages *a*, *b*, fig. 14, montrent avec assez d'évidence ces anastomoses pour qu'il soit inutile d'insister davantage pour le moment, car nous aurons à revenir sur ce point, lorsque nous traiterons des bronches récurrentes. Il suffit de dire que dans ces points, les bronches décrivent à la surface un véritable réseau inextricable.

La distribution des bronches que nous venons de décrire à la surface pulmonaire se rencontre aussi dans l'intérieur du poumon, c'est-à-dire que des faces profondes ou, si l'on préfère, intra-pulmonaires des ectobronches et des entobronches partent des parabronches qui traversent le poumon, en établissant de toute part des communications entre les gros troncs des deux faces (fig. 19). La direction de ces parabronches intra-pulmonaires est facile à établir.

Si l'on part du bord médial du poumon, on voit que les parabronches unissant les deux faces ont une direction à peu près verticale : cette direction est gardée par les premières parabronches les plus voisines de la face médiale. Mais au fur et à mesure que l'on s'avance vers le bord latéral, ces parabronches s'inclinent en décrivant une courbe allant de dedans en dehors et d'avant en arrière. Cette courbe à concavité ventrale répond à peu près à celle de la pente caudale du poumon, avec laquelle les parabronches intra-pulmonaires de la deuxième entobronche coïncident presque. En outre dans la moitié craniale du poumon la direction des parabronches se fait d'avant en arrière et du ventre au dos, de telle façon

qu'elles ont en général une direction parallèle aux rameaux de la première ectobronche. Toutes ces parabronches s'anastomosent dans l'intérieur du poumon par des bifurcations analogues à celles de sa surface. Comme le disait déjà Campana (1875 p. 45), elles « sont disposées en couches parallèles concentriques se recouvrant immédiatement l'une l'autre. » Ces parabronches internes forment des circuits profonds analogues aux circuits superficiels établis entre les premiers troncs bronchiques. C'est probablement cette ligne d'anastomoses profondes ou internes qu'a voulu représenter G. Fischer dans ses figures 7 et 8, Taf. I (1905). Mais ces schémas sont loin de donner une idée suffisante de l'étendue des anastomoses parabronchiques et de faire bien comprendre les circuits intrapulmonaires signalés par Campana. Nos trois schémas (fig. 1, 2, 3.) montrent qu'il existe dans le poumon des Oiseaux deux sortes de circuits bien distincts qui se répètent de la même manière à la surface et dans la profondeur du poumon. Ce sont :

1° *les circuits médiaux* de la face médiale, qui sont formés par la rencontre des parabronches venues des quatre entobronches et des ectobronches. Ces circuits se ferment au niveau de la ligne d'anastomoses signalée près du bord dorsal de la face médiale (fig. 3) ;

2° *les circuits latéraux* qu'il faut subdiviser en :

a, circuits latéraux craniaux, formés entre la première entobronche et la première ectobronche, et fermés suivant la ligne anastomotique dorsale qui suit le bord cranial et latéral sur la face dorsale du poumon (fig. 2 *an*) ;

b, circuits latéraux caudaux (fig. 1 et 2), ainsi nommés parce qu'ils occupent la portion latérale et caudale des faces ventrale et dorsale du poumon. Ces circuits s'établissent entre les parabronches issues de la quatrième entobronche (fig. 1) et des bronches secondaires externes (fig. 2), et celles qui naissent à la face dorsale de la plupart des ectobronches pour se porter, contrairement au trajet principal de l'ectobronche, sur

le bord latéral du poumon. Ainsi se forment dans cette région des circuits ento-ectobronchiques comme dans les autres territoires du poumon. Ces circuits se compliquent beaucoup, parce que les parabronches qui les forment sont disposées en un véritable réseau, au lieu de rester à peu près parallèles entre elles avec de petites anastomoses transverses. Ces circuits latéraux sont d'autre part alimentés par les bronches récurrentes des sacs diaphragmatiques antérieur et postérieur et par celles du sac abdominal, comme on le voit bien sur les fig. 1 et 2.

Cette partie du poumon est celle qui se moule le plus mal, surtout lorsque la quantité de masse injectée est trop faible pour remplir parfaitement les sacs. Au contraire, lorsque les injections métalliques ont été complètes ces rapports rendent très difficile l'isolement des moulages de certains Oiseaux (Canard, Mouette, etc.). Chez ces derniers, en effet, les bronches récurrentes issues des sacs précités forment un paquet très volumineux qui entraîne souvent avec lui les bronches qui en partent lorsqu'on veut l'isoler des sacs aériens auxquels il se rattache. Ainsi s'explique le morcellement du bord latéral des moulages de poumons de Canard (fig. 30 et 31).

Il résulte de cette réticulation des voies aériennes dans toute l'étendue de la face ventrale et d'une partie de la face dorsale du poumon, que l'air amené dans ce réseau par les bronches récurrentes qui contribuent à le former rencontre des conditions très favorables à sa diffusion dans la masse du parenchyme pulmonaire.

CHAPITRE III

RAPPORTS DES SACS AÉRIENS ET DES BRONCHES

Il faut maintenant parler des rapports des sacs aériens avec les poumons. On admet généralement que ces sacs représentent l'extrémité de certaines bronches qui, arrivées à la surface ventrale du poumon se dilatent beaucoup, et s'interposant entre les poumons et les viscères les plus voisins, déterminent la production de vastes loges aériennes qui occupent une grande partie de la cage thoracique, une partie de la voûte de l'abdomen et des flancs, et contribuent ainsi à alléger le corps de l'oiseau et à améliorer les conditions de son équilibration (voy. p. 287). BERTELLI (1905) a bien montré comment ces sacs, naissant sur la face ventrale des poumons, se développent au milieu de la lame mésodermique qui ferme de bonne heure la loge pulmonaire du côté ventral, repoussent au devant d'eux une partie de cette lame mésodermique à l'aide de laquelle se forment les différentes cloisons connues dans le tronc et constituées par la paroi distale des sacs. Mais cette description, qui nous a apporté de grandes clartés sur la formation des différentes cloisons qui délimitent les compartiments du corps de l'adulte, n'épuise pas complètement la question des rapports des sacs aériens avec le tissu pulmonaire.

On sait déjà depuis longtemps que l'air contenu dans les sacs aériens, et qui reste pur parce que les parois de ces sacs n'ont aucune fonction respiratoire, peut être chassé par ces sacs dans les poumons et remplir un rôle utile dans l'hématose. Mais on ne s'est pas beaucoup préoccupé des rapports que les orifices des sacs aériens creusés sur le diaphragme pulmonaire, *offrent avec le tissu du poumon* et surtout *avec les conduits aériens d'un certain calibre qui se trouvent dans leur voisinage.*

Mes premières injections métalliques m'ont permis de remarquer certains faits assez inattendus et qui ont attiré mon atten-

tion d'une manière tout à fait particulière. C'est la présence en certains points du poumon et surtout à son extrémité caudale et au voisinage de son bord latéral, de bronches d'une forme particulière, plus volumineuses à leur extrémité distale qu'à leur extrémité proximale ou centrale, et se ramifiant elles-mêmes à partir de cette extrémité distale dans le tissu pulmonaire, comme le feraient des bronches au voisinage de leur origine sur la trachée. Mais étant donné que le gros bout de ces bronches était aussi éloigné que possible de la trachée et qu'elles étaient en réalité dirigées en sens inverse des bronches voisines, on pouvait les désigner d'emblée comme des *bronches récurrentes*.

BRONCHES RÉCURRENTES. — Ces bronches n'ont pas encore attiré l'attention des auteurs ou du moins n'ont pas été comprises par CAMPANA et par G. FISCHER qui les ont cependant entrevues. En effet, ce dernier a pu apercevoir dans ses moulages à la celloïdine quelques-unes des bronches récurrentes les plus fortes et les plus caractéristiques, et notamment la bronche récurrente du sac abdominal (fig. 5, Taf. IV) dans le Canard, la bronche récurrente du sac abdominal et du sac diaphragmatique postérieur chez le Pigeon (fig. 16, Taf. V) et sans doute les bronches récurrentes du sac diaphragmatique antérieur dans le *Nisus communis* (fig. 22, Taf. V), mais ce moulage est trop incomplet pour que l'on puisse être bien affirmatif à cet égard. En tout cas, ceux des figures 5 et 16 ne laissent aucun doute ; mais G. FISCHER n'a certainement pas compris leur signification, comme le montre la seule mention qu'il fasse de ces bronches et qui est une simple note dans l'explication de la figure 5 où il dit que, dans le réseau de conduits aériens qui s'étend à la surface dorsale du poumon sur son bord latéral et sur sa partie caudale « on observe un tronc bronchique plus gros qui, d'ailleurs, n'a été signalé nulle part, et qui se dirige vers le sac abdominal en s'anastomosant en chemin avec les nombreuses voies aériennes voisines. » Cette phrase de G. FISCHER montre clairement qu'il n'a pas compris du

tout la valeur de ces bronches, puisqu'il considère les bronches récurrentes du sac abdominal comme se *rendant* à ce dernier, tandis qu'elles en proviennent au contraire. CAMPANA a représenté et mentionné dans ses figures 11 et 13 du texte et dans ses photographies 11 et 13, Pl. IV, les bronches récurrentes du sac diaphragmatique antérieur, du sac diaphragmatique postérieur, et du sac abdominal, sans reconnaître d'ailleurs leur nature, puisque, comme on le verra plus loin, il les a considérées comme résultant de la reconstitution en un seul tronc de plusieurs bronches tertiaires convergeant pour venir s'unir les unes avec les autres.

Ces bronches récurrentes sont cependant des formations constantes dans les poumons des Oiseaux et que l'on retrouve dans la plupart des sacs aériens. Ce sont des bronches engendrées par les sacs aériens eux-mêmes et qui, suivant un trajet récurrent par rapport à ces derniers, rentrent dans le poumon qu'ils ont abandonné. Elles contribuent ainsi à former une partie du parenchyme pulmonaire et, pour le dire tout de suite, elles font passer dans la périphérie du poumon, c'est-à-dire dans le territoire le plus éloigné qu'il soit possible de l'origine trachéale des bronches, l'air contenu dans les sacs aériens qui, au lieu de repasser directement par les gros troncs qui l'ont amené dans les sacs et d'arriver presque directement à la trachée, est ainsi contraint de traverser le tissu respiratoire et d'y jouer un rôle utile pour l'hématose.

J'ai suivi en détail la formation de ces bronches récurrentes par les sacs, au cours du développement chez le Poulet et cette formation sera décrite plus loin avec toutes les explications nécessaires. Pour le moment, j'indiquerai l'insertion des sacs sur l'arbre aérien, la forme des orifices qui les font communiquer avec le parenchyme pulmonaire et celle des bronches récurrentes qui s'y rattachent. J'ai déjà exposé les faits essentiels de cette description. (A. JUILLET, **1911**, *a*).

La topographie générale des sacs étant connue (voir p. 239), il est facile d'étudier les rapports de chacun d'eux avec le pou-

mon. Pour la facilité de la lecture, j'ai reproduit au milieu de cette description le schéma III.

Sac cervical. — Le sac cervical naît sur la première entobronche et plus précisément sur le tronc cranial de cette entobronche par un petit conduit court (O. *c.* fig. 1). Cet orifice est arrondi, unique, c'est-à-dire non subdivisé par des éperons s'avançant à peu près jusqu'au plan de son insertion sur la surface pulmonaire et formés par les intervalles séparant des bronches situées plus profondément, comme cela s'observe en maints autres points. Il est situé à peu près au niveau du tiers postérieur de la pente craniale et, chez le Poulet, il correspond à la veine axillaire. Il est placé très profondément, bien au-dessous du toit du sac inter-claviculaire, qui le cache totalement lorsqu'on observe l'oiseau couché sur le dos. C'est pourquoi la figure 1 de Bertelli (**1905**) représentant le diaphragme ornithique, et où cet orifice est placé exactement vers le sommet de ce diaphragme dans l'angle formé par les muscles prévertébraux et par la première côte, est absolument fautive comme nous l'avions déjà signalé pour le diaphragme lui-même. Celles de Sappey (**1847**, fig. 3, Pl. I et fig. 1, Pl. II) qui représentent le même orifice à la même place, sont également inexactes. En effet, bien que la pente craniale du poumon soit chez le Canard beaucoup plus allongée que chez le Poulet et que, par suite, l'orifice du sac cervical soit beaucoup plus cranial, il n'en est pas moins vrai que la position de cet orifice sur les figures incriminées est révélée fausse par les dessins de Sappey lui-même. Si l'on examine, par exemple, sa figure 1, Pl. I, où les poumons sont représentés dans leurs rapports avec les bronches extra-pulmonaires et la trachée, on voit que l'orifice du sac cervical, correctement représenté, cette fois, sur le poumon lui-même à droite, est situé très caudalement par rapport à la bifurcation de la trachée, tandis qu'il est exactement au niveau de cette bifurcation sur la figure 3.

Sac interclaviculaire. — Le sac interclaviculaire présente chez le Poulet, des rapports passablement différents de ceux

qui ont été décrits par les auteurs ; mais les ayant vérifiés à la fois sur l'adulte et au cours du développement embryonnaire, je puis affirmer leur exactitude et les décrire de la façon suivante :

Le sac thoracique prend naissance sur le tronc d'origine du sac diaphragmatique supérieur qui naît à son tour de la troisième entobronche (fig. IV) ; le conduit qui va donner naissance au sac se dirige cranialement, contourne la bronche extra-pulmonaire et se place ventralement à la surface pulmonaire, où il constitue un canal compris entre la face ventrale du poumon et le tronc de la veine pulmonaire, dans la partie du trajet qu'elle parcourt entre le poumon et l'oreillette. Ce canal *C. i* s'ouvre cranialement sur la face postérieure du sac interclaviculaire dont il forme le conduit direct, qui y amène l'air inspiré. Ce canal n'est autre chose que le canal interclaviculaire décrit plus haut (p. 245) : il est très bien conservé sur certains moulages métalliques où ses rapports avec le tronc d'origine du sac diaphragmatique antérieur sont indubitables et plus faciles à voir que sur les pièces fixées à l'alcool (voir en particulier fig. 17).

Ce canal a été signalé par CAMPANA (**1875**, p. 52), comme une communication entre le sac diaphragmatique antérieur et le sac interclaviculaire et par conséquent il ne paraît pas avoir été bien compris par cet auteur, ce qui explique qu'il ait été oublié ou méconnu par les auteurs qui ont suivi, et en fait la plupart d'entre eux, lorsqu'ils veulent indiquer les communications du sac interclaviculaire avec l'arbre bronchique, les cherchent non à ce point, mais vers l'orifice externe qui fait communiquer le poumon avec ce sac et qui constitue pour nous son orifice récurrent. ROCHÉ (**1891**) signale simplement ce canal comme une communication entre les deux sacs interclaviculaires et diaphragmatique antérieur (p. 10) et le reste de son travail montre combien il a peu compris la véritable disposition des orifices pulmonaires dans les sacs aériens puisqu'il les limite au nombre de cinq : « bien que ce nombre cinq ne soit pas

absolument constant et puisse être dépassé, un réservoir ayant parfois deux ouvertures pulmonaires, nous exciperons de sa grande généralité pour la commodité de la description. » (p. 25). Or comme Campana insiste à différentes reprises pour décrire sept orifices pulmonaires, l'exposition de Roché montre combien peu avait été compris le mémoire de Campana et l'obscurité qui régnait encore sur la question de ces rapports : le travail le plus récent, celui de G. Fischer (**1905**), est encore bien imparfait sur ce point. En effet, le conduit du sac interclaviculaire n'a été représenté par lui dans aucune des vingt-sept figures de son travail qui, d'ailleurs, se rapportent presque toutes à la face dorsale de divers poumons, trois seulement étant consacrées à la face ventrale, sur laquelle seule ce canal peut être aperçu.

Comme il existe dans le territoire du poumon en rapport avec le sac interclaviculaire un autre orifice conduisant dans ce sac, les auteurs l'ont considéré comme représentant l'orifice bronchique du sac et se sont par suite désintéressés de la recherche de l'orifice direct qui leur a totalement échappé.

L'orifice du sac interclaviculaire des classiques ou *orifice récurrent* de ce sac à mon avis est placé immédiatement en dehors de la veine cave antérieure et cranialement à la cloison qui sépare l'interclaviculaire du diaphragmatique antérieur. Il est à peu près arrondi et il paraît divisé en deux moitiés inégales par un éperon saillant, issu du parenchyme pulmonaire, et qui semble arriver jusqu'au niveau même de la face ventrale du poumon. Les deux moitiés de l'orifice ainsi subdivisé présentent elles-mêmes dans la profondeur une série de trous arrondis, de diamètre plus restreint, et qui sont des orifices de bronches. Par conséquent, l'orifice du sac interclaviculaire paraît beaucoup moins conduire dans un tube unique qui le raccorderait à l'arbre trachéal que dans un carrefour servant d'aboutissant à un certain nombre de bronches.

La présence de nombreux orifices bronchiques dans le territoire d'un orifice de sac a été déjà signalée, à propos de l'ou-

verture de divers sacs, par quelques auteurs et en particulier par SAPPEY (1847) qui a figuré les orifices bronchiques, situés dans la profondeur de l'orifice des sacs interclaviculaire, diaphragmatique postérieur et abdominal du Canard. NATALIS

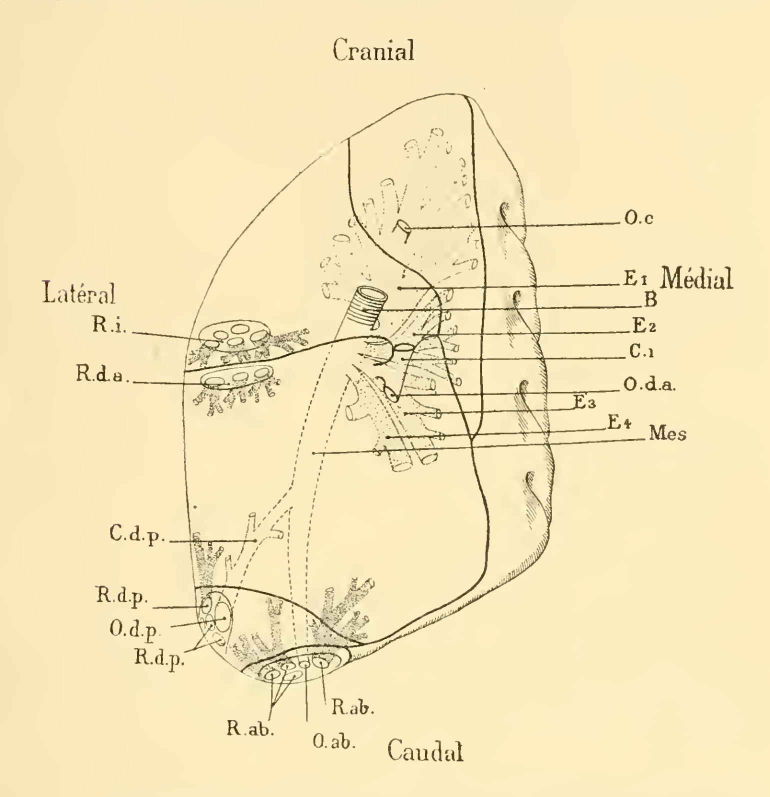


FIG. IV. — Schéma montrant les rapports des sacs aériens et de leurs orifices avec la face ventrale du poumon chez le Poulet. Gr. = 1 × 1,5. — *B*, bronche extra-pulmonaire ; *C.d.p.*, canal du sac diaphragmatique postérieur ; *C.i.*, canal du sac interclaviculaire ; E_1, E_2, E_3, E_4, première, deuxième, troisième et quatrième entobronches ; *Mes* mésobronche ; *O.ab.*, orifice direct du sac abdominal ; *O.c.*, orifice direct du sac cervical ; *O.d.a.*, orifice direct du sac diaphragmatique antérieur ; *O.d.p.*, orifice direct du sac diaphragmatique postérieur ; *R.ab.*, orifices récurrents du sac abdominal, *R.d.a.*, orifice récurrent du sac diaphragmatique antérieur ; *R.d.p.*, orifices récurrents du sac diaphragmatique postérieur ; *R.i.*, orifice récurrent du sac interclaviculaire.

GUILLOT, dans ses belles figures des sacs du Coq, a représenté aussi plusieurs orifices bronchiques dans l'étendue de l'ouverture latérale du sac diaphragmatique antérieur (1846, fig. 2, Pl. IV). Les autres auteurs, VOGT C. et YUNG (1894), BERTELLI

(1905), G. Fischer (1905), n'ont pas représenté ces multiples orifices bronchiques, en rapport avec l'ouverture du sac.

Campana (1875), au contraire, a parfaitement distingué (p. 211 et suivantes) ces orifices bronchiques, et a remarqué qu'ils ne se rencontraient point indistinctement dans toutes les ouvertures des sacs aériens, mais seulement dans quelques-unes d'entre elles. Il a distingué, par suite, les orifices des sacs aériens ou « infundibula » comme il les appelait, en « monobronchiques » et « polybronchiques ». Les monobronchiques présentent un orifice unique conduisant directement dans une grosse bronche : ils sont situés près du bord interne (médial) du poumon : il y en a deux pour chaque poumon : le premier n'est autre que l'orifice du sac cervical : le deuxième est celui du diaphragmatique antérieur. Les orifices polybronchiques se distinguent parce qu'au lieu d'être uniques, ils sont subdivisés en une série de pertuis secondaires qui conduisent dans les bronches ; Campana divise ces orifices polybronchiques en deux catégories : les « polybronchiques simples » et les « polybronchiques mixtes ». Nous verrons, à propos des orifices auxquels ces dénominations se rapportent dans la description de Campana, qu'elle était leur constitution pour cet auteur et s'il y a lieu de conserver ces expressions. Mais pour le moment, il suffit de faire remarquer combien peu, on a tenu compte jusqu'ici du mémoire si important de Campana bien qu'il soit toujours cité dans les bibliographies, puisque des expressions si commodes et qui font bien ressortir une des particularités les plus frappantes des divers orifices des sacs n'ont même pas été reproduites par les auteurs qui se sont succédés depuis 1875.

L'orifice récurrent (*R. i.* fig. 1 et fig. IV, et fig. 14 *a*) du sac interclaviculaire, dont le développement embryologique sera décrit plus loin, donne naissance à une série de bronches récurrentes qui répondent justement aux orifices signalés dans sa partie profonde, mais qui attirent peu l'attention et sont assez

difficiles à bien distinguer, à cause de circonstances sur lesquelles nous nous étendrons quelque peu. Ces bronches, en effet, au lieu de courir sur une certaine longueur à la surface ventrale du poumon, s'enfoncent perpendiculairement dans son épaisseur et s'anastomosent très rapidement avec les parabronches voisines. Aussi leur longueur est-elle insignifiante, par suite leur calibre est beaucoup moins considérable que dans d'autres bronches analogues. De plus, sur les moulages métalliques, elles sont souvent enlevées avec le sac interclaviculaire et on ne trouve plus à leur place qu'une lacune dans le moulage. J'en ai obtenu cependant de bonnes préparations dans des injections métalliques, faites chez des Poulets de quinze jours, et qui confirment tout à fait ce que m'avaient montré l'embryologie et la reconstruction partielle d'un poumou d'embryon au dixième jour.

Sac diaphragmatique antérieur, — Ce sac naît sur la troisième entobronche sous la forme d'un conduit cylindrique, qui s'ouvre perpendiculairement à la face ventrale du poumon, sur le point même où la troisième entobronche arrive sur cette face et s'y étale d'avant en arrière (*O. d. a*, fig. IV). L'orifice de ce conduit est donc placé sur une ligne transversale, passant par le bord caudal de la bronche extra-pulmonaire, au point où celle-ci pénètre dans le poumon et médialement à cette bronche. Cet orifice est toujours monobronchique simple.

Il existe à la face ventrale du poumon, dans le territoire du sac diaphragmatique antérieur, un autre orifice qui fait communiquer ce sac avec le tissu pulmonaire. Par la nature des conduits qui y aboutissent, cet orifice conduit certainement du sac dans le poumon, c'est donc un orifice de bronche récurrente. En effet, il aboutit à quelques troncs très courts, qui se bifurquent bientôt en Y et donnent des rameaux divergeants appliqués contre la face ventrale du poumon *R. d. a.* (fig. IV). Ces bronches ne tardent pas à s'anastomoser avec les autres conduits bronchiques de cette face. Elles ont tout à fait les caractères de bronches récurrentes, car elles se ramifient

proximalement comme il a été dit ci-dessus et les rameaux qui en partent sont plus gros à leur origine et vont en diminuant à mesure qu'ils s'enfoncent dans le tissu pulmonaire ou s'étalent à sa surface (*R. d. a*, fig. 1).

L'orifice des bronches récurrentes ou, si l'on préfère, le deuxième orifice du sac diaphragmatique antérieur n'a été décrit jusqu'ici que par CAMPANA, qui le considère comme un orifice polybronchique simple, c'est-à-dire comme un orifice recevant des bronches tertiaires (parabronches) : les auteurs qui l'ont précédé ou qui l'ont suivi n'en ont pas fait mention.

On ne peut en effet regarder comme une description, ces mots de SAPPEY (**1847**), à propos du réservoir diaphragmatique antérieur (p. 34) que « souvent il existe une seconde ouverture de communication en dehors de l'embouchure du tronc aérifère » (chez le Canard). Cette indication n'a aucune précision : l'auteur n'a représenté nulle part cette seconde ouverture, de telle sorte que l'on ne peut savoir s'il a bien en vue un orifice répondant à celui dont nous parlons ici. Enfin les mots qu'il ajoute, « ce réservoir est le seul qui reçoit l'air du poumon par un double orifice », indiquent bien qu'il n'a point du tout saisi l'importance de la double communication des sacs avec le poumon et le rôle que nous lui attribuons dans la ventilation pulmonaire. On peut en dire autant pour NATALIS GUILLOT (**1846**) qui a figuré dans le sac diaphragmatique antérieur trois orifices distincts (fig. 2, Pl. IV). L'un de ces orifices est placé sur le bord latéral du poumon et répond certainement à notre orifice récurrent : il donne accès dans plusieurs orifices bronchiques voisins les uns des autres. Les deux autres situés sur le bord médial du sac diaphragmatique, au voisinage de sa rencontre avec sa paroi craniale, sont placés immédiatement l'un derrière l'autre ; ils semblent répondre à notre orifice direct et à l'embouchure du canal interclaviculaire qui en est si voisine. Du reste l'auteur ne donne aucun détail dans son texte (p. 56) sur ces trois orifices, et il est bien évident qu'il n'a point vu leur rôle différent et qu'il n'a pas su distinguer l'orifice direct du

récurrent. D'ailleurs cela s'explique aisément par différentes raisons que nous allons mettre en lumière.

Cet orifice est situé immédiatement en arrière de celui ou de ceux que l'on a décrit précédemment pour le sac interclaviculaire. Il n'en est séparé que par la lame verticale, formée par la paroi caudale du sac thoracique et la paroi craniale du sac diaphragmatique antérieur accolées. Or, le plus souvent lorsqu'on prépare le poumon pour montrer sa face ventrale, on a soin de couper cette lame aussi bien que les autres formations analogues au ras du tissu pulmonaire, et dans cette opération les deux orifices se trouvent réunis en un seul et confondus. Et du reste, un autre point méconnu de la structure à propos de la même région du poumon, vient encore expliquer la confusion qui a pu se produire pour les orifices dont nous venons de parler.

Les bronches récurrentes du sac diaphragmatique antérieur s'ouvrent en effet tout près du bord latéral de la pente caudale du poumon, au voisinage immédiat de la crête qui sépare cette pente caudale de la pente craniale ; si l'on se souvient que cette division de la face ventrale du poumon, si nette sur les moulages obtenus à l'aide de la masse de Wood, aussi facile à constater ensuite sur le poumon frais, quand l'attention a été attirée sur elle, a totalement échappé aux auteurs, on comprend aisément que les dispositions anatomiques existant précisément au point de passage de ces deux régions et sur la crête qui les sépare, leur aient complètement échappé.

Enfin Campana (1875) qui a bien décrit les différents orifices des sacs aériens fait remarquer (p. 212), que l'orifice externe du sac diaphragmatique antérieur « confine à celui du sac claviculaire. »

Sac diaphragmatique postérieur. — Chez le Poulet ce sac ne contracte avec le poumon que des rapports peu étendus et ne recouvre seulement qu'un petit espace triangulaire, situé sur la partie latérale de la pente caudale du poumon, et la partie tout à fait caudale de cette pente (fig, iv). Ces rapports

avec la surface pulmonaire sont d'ailleurs différents chez d'autres Oiseaux, comme on le verra p. 340. Cet espace triangulaire est à peine plus étendu que le trou par lequel ce sac communique avec le tissu pulmonaire.

L'orifice que l'on observe pour ce sac, et qui a été bien figuré par Bertelli (1905) et par Sappey (1847), est, avec l'orifice du sac abdominal, le plus large que l'on puisse observer. Il est ovale, avec son grand axe oblique de dedans en dehors et d'avant en arrière. Il est situé tout à fait sur le bord latéral du poumon et son tiers externe s'étend contre la paroi thoracique. Lorsqu'on le regarde par la face ventrale du poumon encore en place dans l'animal couché sur le dos, on aperçoit dans son fond des orifices bronchiques nombreux. On considère habituellement cet orifice comme l'entrée du sac diaphragmatique postérieur ; mais cette manière de voir n'est pas absolument exacte, et il faut préciser quelles sont les communications que le sac diaphragmatique postérieur peut contracter avec le poumon au niveau de cet orifice. Nous savons déjà que Campana (1875) l'a décrit comme un polybronchique et plus exactement comme un polybronchique simple, bien qu'il ait déjà reconnu que, sous le rapport de ses communications, il est plus compliqué que les orifices polybronchiques simples sus décrits (récurrents du sac interclaviculaire et du sac diaphragmatique antérieur). « Il reçoit en effet, outre un assez grand nombre de tertiaires émanant de secondaires externes et aussi de la quatrième divergente (quatrième entobronche), la plus importante des bronches secondaires externes, c'est-à-dire la deuxième. » Mais la présence de cette dernière bronche parmi celles qui aboutissent au sac diaphragmatique postérieur fait justement de cet orifice, quelque chose de très différent des orifices polybronchiques simples jusqu'ici décrits, puisque on trouve à son niveau deux ordres de conduits bronchiques aussi différents que des secondaires et des tertiaires. Voici à notre avis comment on doit comprendre cette structure.

Le sac diaphragmatique postérieur présente, comme les deux sacs qui le précèdent, deux sortes d'orifices de communication avec le poumon : parmi ces orifices l'un est direct *O, d, p*, les autres *R, d, p*, sont récurrents (fig. IV). Seulement, à cause de l'étendue très réduite de la partie de ce sac en contact avec le poumon, ces orifices se sont rapprochés les uns des autres jusqu'à se confondre, comme on le verra plus loin en étudiant leur embryogenèse. Cependant, l'examen même superficiel des moulages métalliques permet de comprendre facilement la disposition du tronc direct et des troncs récurrents, et l'orifice du sac diaphragmatique postérieur est l'un de ceux où l'existence des troncs récurrents se montre avec le plus d'évidence. Etudions séparément sur des injections métalliques les deux sortes de conduits directs et récurrents qui aboutissent à cet orifice.

Le tronc d'origine ou le conduit direct du sac diaphragmatique postérieur (*O, d, p*, fig. 1 et 2), naît à peu près sur le milieu de la mésobronche assez profondément dans l'épaisseur du tissu pulmonaire. Ce conduit, qui fait partie du groupe des bronches secondaires externes de CAMPANA, se dirige latéralement et un peu ventralement, si bien que sa portion terminale est placée sur la face ventrale du poumon, tout contre le diaphragme ornithique. Dans cette partie de son trajet, il s'élargit en allant d'avant en arrière, de sorte qu'au voisinage de son embouchure dans l'orifice du sac il est beaucoup plus large qu'à son insertion sur la mésobronche. Par cette disposition, par son évasement de plus en plus prononcé à mesure qu'il s'éloigne de la mésobronche, il offre les caractères d'une bronche récurrente. Mais on ne peut oublier que par son insertion directe sur la mésobronche, par ce fait qu'il se continue d'une manière tout à fait rectiligne à partir de ce point jusqu'à son ouverture dans le sac, il constitue bien véritablement le conduit direct du sac diaphragmatique postérieur : d'ailleurs les troncs récurrents sont faciles à trouver. Ils sont placés latéralement à lui, sur la face ventrale et sur la face dorsale du poumon (*R. d. p.* fig. 1 et 2), et se dirigent d'arrière en avant

en se dichotomisant pour s'unir avec les conduits aériens qui parcourent ces surfaces. Sur les pièces métalliques on voit que ces troncs directs et récurrents sont réunis à leur base en une masse commune qu'il faut sectionner lorsqu'on veut détacher le sac diaphragmatique postérieur.

Au point de vue physiologique, il y a lieu de faire quelques remarques suggérées par la forme du conduit direct du sac. Il est évident que dans l'inspiration, l'air extérieur arrive dans le sac diaphragmatique postérieur par le tronc direct inséré sur la mésobronche, mais à cause de l'évasement de ce tronc et des innombrables orifices parabronchiques qui le criblent, il est bien évident que dans l'expiration, le tronc d'origine lui-même, tout comme les bronches récurrentes placées à côté de lui, sert de voie récurrente, c'est-à-dire dissémine dans le parenchyme pulmonaire l'air contenu dans le sac.

Sac abdominal. — Ce sac en rapport seulement avec le bord caudal du poumon (fig. IV) est pourvu d'un orifice unique, large, ovalaire, qui par son bord dorsal s'attache à la septième côte et dont le bord ventral est formé par une arcade fibreuse développée dans le bord caudal du diaphragme ornithique. Le grand axe de cet orifice ovalaire est à peu près transversal, bien qu'un peu oblique d'avant en arrière et de dedans en dehors. Chez le Poulet, les orifices des deux sacs abdominaux ne sont pas absolument symétriques par rapport au plan sagittal le bord médial de l'orifice droit étant à 22 millimètres du plan sagittal, tandis que le gauche est à 25 millimètres. Cette asymétrie observée chez la femelle tient sans doute à la présence de l'ovaire développé du côté gauche et qui aurait repoussé latéralement l'orifice du sac correspondant. Comme pour le sac diaphragmatique postérieur, cet orifice n'est unique qu'en apparence, car il répond à deux sortes de canaux qui convergent vers lui : un canal direct et des canaux récurrents. Le canal direct est formé par l'extrémité distale de la mésobronche qui vient s'ouvrir directement dans le sac comme l'ont constaté tous les auteurs (*O. ab.* fig. IV et fig. 1 et 2) ; les conduits récur-

rents sont formés par un certain nombre de bronches qui naissent tout autour de l'orifice direct, mais en plus grande abondance sur son bord latéral et sur sa face dorsale (*R. ab.* fig. IV et fig. 1 et 2). Ces bronches se placent immédiatement sous la face dorsale du poumon et se dirigent cranialement en conservant, malgré quelques anastomoses transversales et obliques, une individualité très nette, jusqu'un peu en arrière du sillon de la cinquième côte. A partir de ce dernier elles se perdent dans le réseau inextricable des bronches qui occupent toute la moitié latérale des faces dorsale et ventrale du poumon. D'habitude deux des bronches récurrentes les plus latérales, appartenant à l'orifice du sac abdominal naissent sur un tronc commun court et constituent grâce à cela, un des exemples les plus nets qui se puissent voir de bronches récurrentes. C'est un tronc semblable, bien qu'un peu différent qui a été représenté dans diverses photographies de G. FISCHER (1905), notamment dans la figure 5 Taf. IV chez le Canard, dans la figure 15 Taf. V chez le Poulet, dans la figure 16 Taf. V chez le Pigeon. Il est évident que ces bronches récurrentes fournissent une grande partie de l'air qui remplit les conduits aériens de la moitié latérale du poumon où il se rencontre avec l'air inspiré apporté par les rameaux latéraux des dernières entobronches, et ainsi le territoire anastomotique de la moitié latérale du poumon est un des points où se ferme le circuit aérien entre le trajet de l'air inspiré et de l'air expiré.

L'orifice du sac abdominal est considéré par CAMPANA (1875) comme un orifice polybronchique mixte. Il comprend sous ce nom les orifices : « dont la caractéristique est d'établir des communications directes entre deux réceptacles (sacs) distincts, ou bien entre un réceptacle et l'air extérieur par la bronche trachéale, sans préjudice d'ailleurs des communications ordinaires avec les bronches » (p. 213). Cette dernière partie de la description s'applique justement à l'orifice du sac abdominal qui comprend à la fois l'extrémité de la mésobronche et les orifices bronchiques qui l'entourent.

Nous voyons donc bien maintenant l'idée que se faisait Campana (1875), de la constitution des orifices pulmonaires des sacs aériens. Comme je l'ai dit, il en distinguait trois sortes chez le Poulet :

1° les orifices monobronchiques conduisant directement d'une grosse bronche dans un sac aérien, orifices toujours simples et placées près du bord médial du poumon comme le sont les grosses bronches elles-mêmes (orifice du sac cervical et orifice interne ou direct du sac diaphragmatique antérieur) ;

2° les orifices polybronchiques simples, situés sur le bord latéral du poumon et qui sont caractérisés par ce fait qu'ils reçoivent des bronches tertiaires ou parabronches (orifice latéral ou récurrent du sac interclaviculaire, orifice latéral ou récurrent du sac diaphragmatique antérieur, orifice du sac diaphragmatique postérieur).

3° les orifices polybronchiques mixtes, définis par Campana comme nous l'avons dit précédemment (p. 283) c'est-à-dire, reliant tantôt deux réceptacles voisins (canal direct du sac interclaviculaire), tantôt mettant en communication directe un réceptacle avec la bronche trachéale et les bronches (sac abdominal). Il résulte de toute notre description, que le sac diaphragmatique postérieur doit aussi être placé dans cette catégorie.

Or, Campana est obligé pour le sac diaphragmatique postérieur, de faire un accroc au principe de sa classification, puisqu'il reconnaît que son orifice reçoit non seulement des bronches tertiaires, mais aussi une bronche secondaire, la plus grosse des bronches du groupe des secondaires externes. Cette inadvertance de l'auteur indique bien qu'il n'a pas compris lui-même le rôle des différentes bronches aboutissant à un de ces orifices polybronchiques, sans cela il aurait bien vu que l'orifice du sac diaphragmatique postérieur, chez le Poulet, se trouve exactement dans les mêmes conditions que l'orifice polybronchique mixte du sac abdominal. En effet on voit aboutir à ces deux orifices, un gros tronc qui vient directement de la bronche

souche, et qui n'est autre chose que la terminaison même de cette bronche, c'est-à-dire un canal qui est incontestablement la voie la plus directe pour l'apport de l'air extérieur dans le sac. Tout autour, sont disposés des canaux bronchiques qui ne sont plus en relation directe avec les premières voies aériennes intra-pulmonaires, mais vont se perdre au contraire, en se ramifiant, dans le réseau des fines bronches tertiaires ou parabronches circulant dans le parenchyme pulmonaire.

De cette discussion, il apparaît clairement que Campana (1875), n'a pas eu la notion des bronches récurrentes. Sans doute, il a vu et figuré les principales d'entre elles, c'est-à-dire, celles du sac diaphragmatique antérieur (*c-d*, fig. II), celles du sac diaphragmatique postérieur dans cette même figure du texte (*f*) et dans la photographie 11, Pl. IV, celles du sac abdominal dans les figures 11 et 13 du texte et dans la photographie 13, Pl. IV. Mais il les considère comme résultant « de la *reconstitution* en un seul tronc de plusieurs tertiaires proprement dites, convergeant pour venir s'unir les unes avec les autres » (p. 45). « Elles sont placées, dit-il à la même page, entre les circuits bronchiques et les réceptacles dont elles sont les troncs collecteurs. » Il semblerait par cette phrase que Campana ait saisi une partie de la nature des bronches récurrentes à savoir leur rôle physiologique exprimé par ces termes que les bronches plus volumineuses que les tertiaires et que l'on trouve à la périphérie du poumon sur son bord latéral, sont des troncs collecteurs de l'air contenu dans les sacs aériens ; mais faute de connaissance sur le développement des sacs et en particulier, sur le développement des bronches récurrentes de ces sacs, que je crois être le premier à mettre en lumière, il n'a pas saisi leur véritable nature anatomique et n'a pas su en donner une compréhension complète. Il comprenait leur origine d'une manière exactement inverse de ce qu'elle est en réalité, les faisant naître de tertiaires qui, après s'être fusionnées, allaient rejoindre les sacs, tandis que l'embryologie nous les montre naissant des sacs pour aller se perdre dans le parenchyme

pulmonaire. D'ailleurs, ces notions, passablement obscures dans l'ouvrage de CAMPANA, n'ont point trouvé asile dans les descriptions classiques du poumon des Oiseaux, et nous voyons G. FISCHER (**1905**) ignorer que la grosse bronche qu'il mentionne comme non décrite, à propos de la figure 5 Taf. IV du Canard, avait été signalée en détails par CAMPANA.

Nous substituerons donc à la description que cet auteur donne pour les orifices des sacs, ce court exposé qui résume bien le résultat de nos recherches sur ce point :

Les sacs aériens peuvent communiquer avec le poumon par deux espèces d'orifices : les orifices directs et les orifices récurrents. Les premiers relient un sac au vestibule ou à la mésobronche par l'intermédiaire d'une bronche toujours de fort calibre, de telle sorte que l'air inspiré est directement conduit dans le sac, par l'intermédiaire de ce canal, qui constitue la voie la plus largement ouverte aux gaz inspirés. Les autres, orifices récurrents, conduisent l'air du sac aérien lui-même, dans les bronches superficielles qui se ramifient et vont dans le parenchyme pulmonaire. Certains sacs ne possèdent qu'un orifice : l'orifice direct (sac cervical) ; tous les autres présentent les deux sortes d'orifices, directs et récurrents, mais ces orifices peuvent être distincts ou réunis sur un même territoire. Les orifices directs sont distincts des orifices récurrents dans le sac interclaviculaire et dans le sac diaphragmatique antérieur, parfois même dans le sac diaphragmatique postérieur. Dans tous ces sacs les orifices directs sont toujours monobronchiques, les orifices récurrents sont au contraire polybronchiques simples parce qu'ils renferment plusieurs bronches de la même catégorie (récurrentes) ; ils sont d'autre part situés plus latéralement que les orifices directs. Dans d'autres cas, orifices directs et orifices récurrents sont réunis sur une même aire ovale, au milieu de laquelle, en général, se trouve l'orifice direct environné des récurrents. C'est le cas pour le sac diaphragmatique postérieur (Poulet, Pigeon, Canard), et pour le sac abdominal. On peut donner le nom d'orifices polybronchiques mixtes aux

orifices ainsi constitués puisqu'ils renferment des bronches de deux catégories différentes, une bronche directe et des bronches récurrentes.

Rôle physiologique des bronches récurrentes

La question des bronches récurrentes joue un grand rôle dans la compréhension de la physiologie du poumon chez les Oiseaux, et elle permet de se rendre compte des divergences qui se sont exprimées parmi les auteurs qui ont étudié cet organe. La distribution des bronches de divers ordres, l'insertion des conduits directs sur les grosses bronches, celle des conduits récurrents sur les bronches de troisième ordre et sur des points de leur parcours où elles sont largement et fortement anastomosées entre elles, montrent à l'évidence que les sacs aériens jouent un rôle considérable dans la ventilation pulmonaire. Ils reçoivent de l'air presque pur pendant l'inspiration et le refoulent dans le poumon au moment de leur resserrement, lui fournissant ainsi une grande partie de l'air nécessaire à l'hématose.

Les expériences de Soum (1896), montrant que l'on peut ouvrir les sacs pulmonaires sans tuer l'animal, ne prouvent point du tout que les sacs ne servent pas à injecter l'air destiné à la respiration, mais elles montrent plutôt que l'air peut passer à travers le parenchyme pulmonaire sans l'intervention de leur resserrement ou de leur dilatation alternatifs. Ce passage de l'air se comprend aisément, si l'on réfléchit que les voies aériennes du poumon forment des circuits complets dont chacun présente au moins deux ouvertures, une directe et une récurrente, donnant sur l'air extérieur (si l'on met la cavité du sac en communication avec ce dernier par un trou fait à sa paroi), la circulation aérienne est tout à fait facile et se produit comme l'a vu Soum, par la dilatation rythmée des bronches, qui accompagne les efforts violents faits par l'animal pour respirer.

Siefert qui a fait, à la même époque que Max Baer et que Soum (1896), des recherches sur la respiration des Oiseaux admet comme nous que les ouvertures bronchiques de la face médioventrale des poumons, mises en communication avec l'air extérieur, peuvent remplacer d'une manière parfaite la trachée dans l'apport de l'air et sont susceptibles d'inspirer et d'expirer l'air atmosphérique (1896, p. 447). Mais cet auteur a tort de conclure de ses expériences que (p. 474) : « ni les sacs aériens, ni le prétendu diaphragme ne sont nécessaires pour assurer le renouvellement de l'air dans les poumons et qu'il ne reste rien autre que de voir dans l'action directe des mouvements des côtes sur les poumons, la cause mécanique du renouvellement de l'air respiratoire. »

Les expériences de Max Baer sur l'apnée obtenue par insufflation du sac claviculaire ou même de l'un quelconque des autres sacs, comme il l'indique d'une manière précise (1896, p. 489-490), justifient au contraire le rôle que nous attribuons à ces sacs dans la ventilation pulmonaire au cours de la vie normale de l'Oiseau.

Si la nature des bronches récurrentes avait été comprise par Campana et si les détails de cette structure pulmonaire n'avaient pas échappé aux physiologistes qui ont traité la question après lui, il n'y aurait pas tant de contradictions dans leur manière de voir.

Campana était dominé par l'idée de l'antagonisme des sacs aériens qui a régné pendant si longtemps. Pour lui, comme pour les auteurs qui l'avaient précédé, avec des différences de détail, les sacs diaphragmatiques s'opposaient à tous les autres en ce qu'ils étaient inspirateurs, tandis que les sacs extrêmes, cervical et interclaviculaire, puis abdominal, étaient expirateurs. D'après ces auteurs, l'air extérieur qui est introduit par la trachée ne pénètre que peu ou point dans le parenchyme pulmonaire et se rend dans les réceptacles diaphragmatiques où il se mélange à de l'air venu des réceptacles expirateurs, soit directement par l'intermédiaire du canal interclaviculaire, soit

indirectement par des circuits bronchiques qui aboutissent aux orifices polybronchiques. La composition de l'air contenu dans les sacs expirateurs est à peu près la même, sauf que l'air extérieur ne parvenant aux réceptacles extrêmes que par l'intermédiaire des réceptacles voisins, l'air pur s'y trouve naturellement en proportion un peu moindre que dans ces derniers. L'air respirable est donc en première ligne, celui des réceptacles moyens, en seconde ligne et avec une faible différence, celui des réceptacles expirateurs. Le premier est injecté dans le poumon pendant l'expiration trachéale, le second y est injecté au contraire pendant l'inspiration. « Le poumon ne reçoit pas probablement l'air extérieur à l'état de pureté ; mais il est parcouru sans intermission et en sens alternatif par un courant d'air de composition faiblement variable, pas très différente de l'air expiré par la trachée, et venant tour à tour des réceptacles expirateurs et des réceptacles inspirateurs » (**1875**, p. 231). Ainsi Campana a bien montré le rôle des sacs dans la ventilation pulmonaire. Il est indiscutable que le parenchyme pulmonaire ne reçoit que de l'air ayant déjà séjourné dans les sacs, s'y étant réchauffé et humecté. Les sacs sont avant tout des ventilateurs pulmonaires.

Mais l'antagonisme des différents groupes de sacs aériens est-il aussi marqué que le croyaient Campana et ses prédécesseurs ? Cela n'est pas absolument certain, et Soum s'est efforcé de montrer qu'il y avait non pas antagonisme entre les sacs, mais bien plutôt synergie ou même, pour exprimer ce fait avec plus de force, *synagonisme* comme il le dit lui-même. Il n'entre point dans le cadre de cette étude de discuter les expériences de Soum, mais il semble nécessaire de relever certaines opinions de l'exposition de cet auteur qui repoussées par lui, faute de connaissances anatomiques suffisantes, sont fort bien expliquées par ma description du système bronchique.

Soum écrit (**1896**, p. 95) : « L'air n'est aspiré ou injecté dans le parenchyme pulmonaire par le jeu des sacs aériens à aucun moment. Etant donné le nombre et la largeur des bronches

par lesquelles les différents sacs sont mis en rapport avec la trachée et la facilité avec laquelle l'air y circule, soit à l'aller, soit au retour, il est permis de supposer que cet air, sous l'influence des réceptacles, subit seulement un va et vient dans ces grosses bronches sans pénétrer dans la substance pulmonaire dont les derniers capillaires aériens ont seulement un diamètre de 0 mm. 012 (en raison de la grande résistance qu'ils rencontreraient dans ces derniers conduits) ». Cela est vrai pour quelqu'un qui ne connaît pas l'existence des bronches récurrentes ou la disposition physiologiquement récurrente des conduits directs des sacs diaphragmatique postérieur et abdominal. Mais il est bien évident que dans les mouvements d'expiration et de resserrement plus complets des sacs, comme il s'en produit à intervalles réguliers par la volonté de l'oiseau, une grande partie de l'air expiré est forcée de traverser le parenchyme pulmonaire, comme le montre en particulier la disposition infundibuliforme du conduit direct du sac diaphragmatique postérieur, si évidemment favorable à la dispersion dans le parenchyme pulmonaire de l'air inspiré par ce sac. La phrase qui résume l'opinion de SOUM (**1896**, p. 86) : « Les sacs aériens assurent la ventilation de la trachée, des grosses bronches et peut-être du parenchyme qui entoure immédiatement ces dernières », n'exprime donc pas suffisamment le rôle des sacs, et il est indubitable que le parenchyme pulmonaire est parfaitement bien ventilé par eux.

Toutefois, la question de l'antagonisme est probablement résolue dans le sens de SOUM, et, comme le disait déjà COLLIN, il est bien probable que « lors de l'inspiration, l'air extérieur doit être appelé à la fois dans les sacs thoraciques et les abdominaux seulement, beaucoup plus dans les premiers que dans les seconds, puisque le thorax s'agrandit largement, tandis que l'abdomen éprouve un simple relâchement » (référence de Soum (**1896**, p. 69).

En même temps que SOUM et tout à fait indépendamment de lui, MAX BAER (**1896**) arrivait à la même conclusion que

tous les sacs à la fois sont dilatés dans l'inspiration et resserrés dans l'expiration, qu'ils se comportent donc de même et qu'il n'y a point d'antagonisme entre eux; mais il a parfaitement compris le rôle énorme de ces sacs dans la ventilation pulmonaire, comme le prouve cette phrase que, pendant le rétrécissement du thorax « tous les sacs sont comprimés et leur contenu est versé dans les ouvertures bronchiques ; mais il ne peut pas arriver au dehors sans passer par le poumon, d'où il sert ainsi à l'hématose et balaye en même temps au dehors l'air déjà utilisé » (**1896**, p. 79). Les descriptions des bronches récurrentes et l'opposition qu'il y a entre elles et les conduits directs au point de vue des rapports immédiats avec la trachée, expliquent très aisément l'idée physiologique de Max Baer.

Lorsque Campana établissait d'une façon si précise l'antagonisme des sacs diaphragmatiques avec les sacs extrêmes, il s'appuyait surtout sur une disposition anatomique qu'il avait découverte et qui lui faisait croire à une communication indispensable entre des sacs qu'il regardait comme antagonistes. Cette disposition était le canal interclaviculaire reliant le sac interclaviculaire au sac diaphragmatique antérieur. Il imaginait que d'autres communications moins directes s'établissaient entre l'abdominal et le diaphragmatique antérieur par les bronches tertiaires qui s'étendent à la face ventrale du poumon entre les orifices de ces sacs. Ces dernières communications indirectes ne sont vraiment point à comparer avec le canal du sac interclaviculaire et des moulages supérieurs à ceux de Campana montrent bien que les bronches placées autour de ces orifices conduisent bien plus directement dans le parenchyme pulmonaire que d'un sac à un autre. Mais en outre ces communications entre sacs ne sont point indispensables et l'on verra plus loin que le canal interclaviculaire peut manquer chez certains Oiseaux où le mécanisme de la ventilation pulmonaire est un peu différent.

Ce que nous retiendrons donc de la description de Campana,

ce n'est pas tant sa théorie de l'antagonisme des sacs, qui a plutôt obscurci dans son esprit la structure pulmonaire, que sa description excellente des orifices des sacs. Nous verrons alors que la disposition de ces orifices s'accorde très bien avec le rôle de ventilation attribué aux sacs : du reste, en étudiant attentivement cette distribution et celle des bronches intra-pulmonaires, on constate que la théorie de l'antagonisme, dépouillée de l'absolutisme que lui attribuait Campana et prise d'une manière plus large, moins exclusive, est encore vraie, de sorte que l'on comprend parfaitement qu'elle ait été adoptée par la presque unanimité des physiologistes, y compris l'illustre Paul Bert qui, tout en l'acceptant dans ses grandes lignes, ne lui attribuait point la valeur exclusive qui lui a été donnée par Campana et par Sappey.

Reprenons, en effet, les données acquises à propos de chaque sac.

Nous voyons que le sac cervical présente un seul orifice monobronchique, situé assez près de l'origine de la première entobronche et par conséquent un orifice direct. Ce sac doit jouer un faible rôle dans la ventilation pulmonaire. Il n'est du reste pas compris dans une région subissant des alternatives de resserrement et de dilatation ; cependant, il est probable que dans certains mouvements, comme celui de rentrer le cou dans les épaules (pendant le vol ou la marche), l'air qu'il renferme est repoussé dans le poumon et peut servir à assurer en partie la ventilation pulmonaire. Cependant, à cause de sa situation sur une très grosse bronche voisine de la trachée, l'air expiré par lui doit certainement passer en partie dans une des grosses bronches voisines de cette dernière et delà au dehors.

Le sac interclaviculaire présente toujours un orifice direct et le plus souvent aussi un orifice récurrent. Ce dernier peut toutefois manquer chez de bons voiliers comme le Pigeon ; mais dans ce cas, la surface du sac est en rapport avec le poumon sur un espace très restreint et l'air expiré par le sac inter-

claviculaire est aisément reçu par les bronches récurrentes du sac diaphragmatique antérieur.

Ce qui caractérise le plus souvent le sac interclaviculaire, c'est son canal de communication avec le sac diaphragmatique antérieur. Cette communication a une importance considérable, notamment pendant le vol où elle joue un grand rôle dans la ventilation pulmonaire. On ne peut douter en effet que le sac interclaviculaire puisse assurer à lui seul, par les mouvements dont il est le siège, la ventilation pulmonaire. Max Baer a montré que l'on pouvait mettre un oiseau en apnée, lui fournir tout l'air nécessaire à la respiration, sans l'aide d'aucun mouvement respiratoire, si l'on insufflait l'air par un humérus en le laissant sortir par la trachée (**1896**, p. 489). Pendant le vol, les prolongements sous-alaires du sac claviculaire sont soumis à des alternatives de resserrement et de dilatation qui entraînent un mouvement alternatif de l'air contenu dans le sac interclaviculaire, mouvement qui a certainement pour résultat d'amener une large ventilation du territoire de ce sac lorsque les bronches récurrentes y existent, ou, lorsque ces dernières n'existent point de déterminer cette ventilation dans le territoire du sac diaphragmatique antérieur, grâce à la large communication du canal interclaviculaire. Il ne faut point oublier que dans ces cas les bronches récurrentes du diaphragmatique antérieur s'insérent en face du canal interclaviculaire lui-même, de façon à assurer un passage facile de l'air refoulé dans ces grosses bronches récurrentes (voy. fig. xv). Lorsqu'on envisage l'existence constante de ce canal (les Ansériformes — Oie, Canard, Sarcelle — exceptés), on se rend bien compte qu'il est destiné à solidariser les sacs interclaviculaires et diaphragmatiques antérieurs vis-à-vis de la respiration pendant le vol, et l'on comprend toute l'importance apportée par Campana à cette communication inter réceptaculaire. On comprend aussi comment cet auteur pouvait considérer les sacs diaphragmatiques comme les inspirateurs par excellence, puisque le canal inter-

claviculaire reçoit lui-même son air par le conduit direct du sac diaphragmatique antérieur inséré sur la troisième entobronche. C'est par ce canal de la troisième entobronche que pendant le vol pénètre tout l'air inspiré par les mouvements alaires et que les sacs diaphragmatiques se montrent comme les principales voies d'apport de l'air extérieur dans le parenchyme pulmonaire.

Enfin la constance des bronches récurrentes aux orifices des sacs diaphragmatiques postérieurs et abdominaux, leur puissance et leur disposition sur la pente caudale du poumon, montrent à l'évidence le rôle considérable que ces bronches doivent avoir dans la ventilation pulmonaire. Ce rôle n'avait pas échappé aux partisans de la théorie de l'antagonisme qui faisaient de ces sacs les expirateurs par excellence. Mais leurs fonctions se trouvent être considérablement amplifiées par la découverte de leurs bronches récurrentes qui, au cours de la contraction de ces sacs refoulent l'air qu'ils contenaient dans le parenchyme pulmonaire, l'y disséminent par les innombrables anastomoses qui parcourent la partie caudale du poumon, tant sur ses faces ventrale et dorsale que dans sa profondeur. Les bronches récurrentes assurent un balayage de l'air confiné par du fluide respiratoire, non seulement dans cette région caudale mais encore dans toutes les ectobronches et les entobronches, grâce aux anastomoses précitées et que Campana avait lui-même si bien décrites. Loin d'être indépendant, le rôle des sacs diaphragmatiques postérieurs et abdominaux complète celui déjà décrit pour les sacs diaphragmatiques antérieurs et interclaviculaires et ils concourent eux aussi dans une très large mesure à la ventilation parfaite du poumon. Ont-ils comme les précédents un rôle primordial pendant le vol ? Nous ne pouvons rien affirmer à cet égard, et seules des expériences qui n'entrent pas dans le cadre de cette étude seraient susceptibles de le démontrer. La constance et le grand développement des bronches récurrentes de ces sacs chez de très bons voiliers (Mouette, Goéland, Canard sauvage, etc.),

feraient penser à leur intervention probable dans la ventilation pulmonaire pendant le vol. A notre avis, cependant, ces sacs doivent avoir d'après leur situation anatomique et leurs rapports avec les viscères qui les entourent, une fonction mécanique concourant à diminuer le poids spécifique de l'animal, à maintenir son centre de gravité et à amplifier sa voix. Leur intervention dans la respiration serait surtout efficace pendant la marche ou pendant le repos de l'oiseau, les sacs interclaviculaires et diaphragmatiques antérieurs ayant alors un rôle moindre.

CHAPITRE IV

DÉVELOPPEMENT DU POUMON ET DES SACS

Le poumon prend assez rapidement chez l'embryon une structure caractéristique qui permet de reconnaître de bonne heure les principales dispositions réalisées chez l'adulte. Au début du sixième jour il ne présente d'après FANNY MOSER (1902) que la mésobronche qui le traverse longitudinalement et l'ébauche des quatre premières bronches diaphragmatiques ou entobronches. Sous cet état, il n'offre encore rien de bien caractéristique et sur les coupes transversales, l'ébauche pulmonaire tout entière avec les conduits épithéliaux qu'elle renferme et le mésenchyme qui les enveloppe ne diffère pas de l'ébauche pulmonaire des autres Amniotes d'une manière suffisante pour attirer l'attention. Mais il n'en est pas de même à la fin du *sixième jour*, et le poumon d'un embryon de cet âge dont la reconstruction plastique des conduits aériens est représentée dans la figure 4 est tout à fait caractéristique des Oiseaux. Nous commencerons par lui notre description embryologique qui est divisée en trois parties : 1° Développement des grandes voies aériennes (mésobronche, ento- et ectobronches) ; 2° Développement des bronches récurrentes ; 3° Développe-

ment des parabronches et du parenchyme pulmonaire. Le résumé de nos observations embryologiques a déjà été publié (A. Juillet, **1911**, *c*).

Développement des grandes voies aériennes. — Dans l'embryon de la fin du sixième jour la bronche extra-pulmonaire entre dans le poumon sous la forme d'un tube cylindrique étroit, à peine arrivée dans l'ébauche pulmonaire elle se continue par un tronc qui ne tarde pas à devenir beaucoup plus volumineux et de calibre irrégulier et qui répond au vestibule et à la mésobronche. Ce tronc parcourt toute la longueur de l'ébauche pulmonaire en décrivant un S allongé dont la partie moyenne, plus étendue que le reste, est contiguë à la face latéro-dorsale de l'ébauche pulmonaire. Sur cette bronche souche apparaissent à l'état d'ébauches plus ou moins avancées les principaux troncs bronchiques.

La première entobronche E_1 implantée sur la partie initiale même du tronc intra-pulmonaire se présente sous la forme d'un canal cylindrique légèrement courbé du côté ventral et qui se dirige médialement pour se renfler, sur le bord médial de l'ébauche, en une vaste poche irrégulière présentant des bourgeons au nombre de cinq dont deux sont bien visibles sur la figure 4. L'un répond au sac cervical, l'autre au rameau transverse de la première entobronche de l'adulte. Les autres bourgeons, non visibles sur la figure, donneront naissance aux bronches et aux parabronches situées sur le bord médial de la pente craniale.

La deuxième entobronche E_2 naît immédiatement en arrière de la précédente et, comme celle-ci, par un court conduit qui se bifurque bientôt en un rameau cylindrique E_2 *r.d.*, se recourbant dorsalement par rapport à la trachée et formant le rameau dorsal de l'adulte, puis en un deuxième rameau également cylindrique à son origine, qui décrit un S vers la face venrale du poumon et se termine du côté médial par un renflement aplati dans le sens dorso-ventral et portant déjà quelques extroflexions peu marquées, premiers indices des

bourgeons parabronchiques qui ne tarderont pas à paraître.

La troisième entobronche E_3 succède immédiatement à la précédente : elle comprend un tronc d'origine à peu près cylindrique qui se dirige vers la face ventrale du poumon, l'atteint et là se divise en deux renflements, l'un qui s'étend dans la partie médiale de l'ébauche pulmonaire est large, aplati et présente une série de petites bosselures, bourgeons de futures parabronches ; l'autre *S.d.a* vient faire une légère saillie sur la face ventrale et correspond à l'ébauche du sac diaphragmatique antérieur.

La quatrième entobronche E_4 succède aux précédentes et se dirige sur la face ventrale du poumon ; après s'être un peu élargie, elle se divise en deux prolongements, l'un longitudinal constitue l'ébauche de son tronc principal : l'autre transversal représente le tronc correspondant de l'adulte.

Les quatre entobronches se succèdent sans intervalle sur la portion initiale du tronc souche qui deviendra plus tard le vestibule mais qui, pour le moment, ne se distingue point du reste, bien que Fanny Moser croie le reconnaître dès ce stade. Cette portion du tronc souche forme une zone de transition graduelle entre la bronche extra-pulmonaire régulièrement cylindrique et la mésobronche beaucoup plus renflée et à section plus nettement ovale.

Il faut remarquer que les troncs originels des entobronches, nés assez profondément dans l'épaisseur de l'ébauche pulmonaire se dirigent d'abord vers la face ventrale pour s'y étaler et atteindre ensuite la face médiale ; de cette façon, le lieu d'origine des parabronches qui vont en naître est toujours très périphérique, très écarté du centre de l'ébauche pulmonaire (fig. 4) (1).

La portion originelle des entobronches est chez l'embryon relativement beaucoup plus étendue que chez l'adulte : elle

(1) En arrière de la quatrième entobronche on voit parfois un petit bourgeon cylindrique légèrement recourbé qui suit la direction de la quatrième entobronche. C'est sans doute l'ébauche d'une cinquième entobronche que l'on observe dans quelques cas chez l'adulte.

occupe en effet toute la partie supérieure de l'S renversé, représenté par le tronc souche. En arrière de la dernière entobronche, la courbure de l'S s'enfonce profondément, de manière à amener la mésobronche jusque sous la face dorsale de l'ébauche pulmonaire. Dans cette portion de son trajet la mésobronche est élargie, un peu aplatie et donne naissance à différents troncs bronchiques. De ces troncs, cinq naissent du côté médial, et cinq du côté latéral. Ceux du côté médial sont plus volumineux, ils se dirigent sur la face médiale du poumon et répondent manifestement aux ectobronches.

La première ectobronche dont l'origine ne se voit pas sur la figure parce qu'elle est placée du côté médial, est séparée de la dernière entobronche par un intervalle assez marqué. Elle offre à son extrémité distale et surtout du côté dorsal, un élargissement analogue à ceux que nous avons trouvés jusqu'ici sur les gros troncs bronchiques.

La deuxième et la troisième ectobronches succèdent à la première et leur insertion sur la mésobronche se rapproche du bord médial comme on l'a vu chez l'adulte.

La quatrième ectobronche est un peu plus éloignée du côté caudal.

Enfin, plus loin encore, se trouve la cinquième ectobronche *Ect.* 5 tout à fait sur la convexité de la courbure extrême de l'S.

Les bourgeons latéraux qui naissent sur la face dorso-latérale du tronc souche dans la portion moyenne de son trajet, sont toujours plus petits que les bourgeons des ectobronches : ils sont au nombre de cinq. L'antérieur est placé dorsalement sur la mésobronche à côté de la première ectobronche : trois autres *b.s.l.* suivent le premier dont ils ne sont séparés que par un léger intervalle et se dirigent sur le bord latéral en formant des tubes étroits à peine renflés à leur extrémité. Le cinquième est un peu aplati et à peine saillant sur la figure 4. Ces bourgeons répondent au groupe des bronches secondaires latérales de CAMPANA, lesquelles restent toujours plus petites que les ectobronches et les entobronches, et se confondent bientôt

dans la profondeur du poumon avec les parabronches issues des autres gros troncs bronchiques. On les distingue très bien sur les reconstructions de poumon d'embryons plus avancés, où elles ont atteint un développement un peu plus grand mais qui contraste toujours par sa faiblesse avec le développement des ectobronches. L'un des bourgeons représentés dans la figure 4, le troisième, répond au canal direct du sac diaphragmatique postérieur.

Les bronches qui prennent naissance sur le tronc souche ne sont point disposées irrégulièrement sur tout le pourtour de ce tronc, mais elles forment en somme deux rangées principales : l'une qui décrit une sorte de spire très allongée, est formée par les entobronches et les ectobronches qui peuvent en effet être reliées par une ligne spirale continue commençant sur le bord ventral du tronc souche à la première entobronche, pour se terminer sur le bord dorsal de a mésobronche, au niveau de la dernière ectobronche. La deuxième rangée est constituée par les bronches du groupe latéral de CAMPANA, par conséquent nous trouvons là aussi comme d'HARDIVILLIER (1897) l'a indiqué chez les Mammifères, la sériation linéaire des premières bronches.

La terminaison de la mésobronche dans le poumon de six jours mérite d'attirer l'attention (*Més.* fig. 4). Elle consiste en un tube cylindrique de calibre assez régulier qui décrit une courbure à concavité dorsale très fortement marquée, formant la courbure extrême de l'S dont nous avons déjà parlé et que FANNY MOSER (1902) avait représentée dans son schéma figure 9, sans insister du reste sur l'importance de cette disposition. Cette importance n'en est pas moins réelle cependant, car les courbures si marquées de la mésobronche et le fait que les principaux troncs bronchiques ne se suivent pas sur ce tronc souche, mais sont disposés en deux groupes distincts, entobronches et ectobronches, placés chacun sur les courbures de l'S, a pour conséquence que les deux groupes de ces grosses bronches se trouvent par là même portés vers

la surface de l'ébauche pulmonaire ; en même temps ils s'écartent largement l'un de l'autre laissant entre eux une partie importante de mésenchyme compact et dépourvu de tout conduit aérien. Cette disposition sera encore plus marquée dans les stades postérieurs comme on le verra dans le poumon d'un embryon de huit jours.

Dans la reconstruction d'un poumon de *huit jours,* effectuée au même grossissement que celle d'un poumon de six jours, ce qui frappe d'abord, c'est l'énorme développement qu'a pris dans le sens dorso-ventral, l'ébauche pulmonaire et que l'on peut exprimer rapidement en disant que le rapport entre la longueur de la reconstruction et son épaisseur qui était de 2 au sixième jour, est maintenant 1,70.

Mais en dehors de ce grand changement intervenu dans l'épaisseur, les autres modifications sont peu profondes. Elles se bornent à développer certains détails indiqués dans le modèle précédent et à lui donner une forme plus voisine encore du type de l'adulte, mais néanmoins dans un état intermédiaire très propre à faire comprendre le développement général. C'est pour cette raison qu'il m'a paru inutile de reconstruire des états intermédiaires qui n'auraient certainement point donné de résultat valant la peine et le temps qu'ils m'auraient coûtés.

Dans le poumon de huit jours, le tronc souche garde la forme en S qu'il avait au stade précédent et la partie moyenne de l'S est toujours voisine de la face dorsale. A ce stade comme au précédent, il est impossible de distinguer, soit par un changement de calibre, soit par tout autre caractère, le vestibule de la mésobronche. Celle-ci est toujours large, sauf dans sa partie caudale, et aplatie dorso-ventralement. Le plus grand changement qui se manifeste dans son étendue porte dans sa partie terminale, sur la courbure extrême de l'S qui se ferme beaucoup, de telle sorte que l'extrémité de la mésobronche est presque pliée à angle droit sur le reste du tronc (caractère qui s'éloigne passablement de la disposition qu'elle montre chez l'adulte).

Sur cette extrémité de la mésobronche, est inséré le sac abdominal qui forme à ce moment un tube variqueux dirigé directement en arrière (*S. ab.* fig. 5). Ce tube ne paraît pas prolonger directement la mésobronche comme il le fait chez l'adulte; mais cette disposition tient sans doute à la forte courbure de l'extrémité mésobronchique dont il vient d'être question. Elle s'effacera peu à peu au fur et à mesure de l'allongement général des parties et du poumon tout entier ; la mésobronche perdra les courbures successives qui, chez les embryons des premiers jours, lui donnent la forme d'un S, pour prendre la direction à peu près rectiligne qu'elle garde chez l'adulte.

Reprenons maintenant le détail des diverses bronches dans le poumon de huit jours.

La première entobronche (E_1 fig. 5) se dirige un peu plus cranialement qu'au stade antérieur, et son tronc au lieu d'être transversal est devenu oblique. Son extrémité élargie s'est fendue en trois digitations, élargies elles-mêmes distalement, et présentant à ce niveau des sillons séparant des saillies qui s'indiquent déjà comme des divisions futures. Ces trois grandes digitations répondent aux deux premières, décrites dans l'embryon de six jours. Le petit bourgeon cylindrique désigné comme ébauche du sac cervical s'est allongé et fait une saillie spéciale à la surface du poumon *S. c.* Des deux bourgeons bronchiques appartenant à cette même entobronche, l'un situé plus médialement, a donné naissance à un rameau bifurqué qui correspond indubitablement au rameau cranial, l'autre, situé plus en dehors et du côté dorsal, forme les branches du rameau latéral de l'entobronche.

La deuxième entobronche E_2 s'est développée dans la même proportion que la première. L'extrémité distale de son rameau médial s'est divisée en trois digitations qui montrent une tendance à se subdiviser elles-mêmes par un plan horizontal et par conséquent à se dédoubler. Son rameau dorsal E_2 *r, d*, qui contourne la trachée est très variqueux et présente déjà quelques bourgeons distincts, origines de parabronches futures.

La troisième entobronche E_3 a son extrémité distale largement étalée et divisée en trois digitations principales par des sillons très profonds qui entament toute l'épaisseur de l'élargissement de la bronche. Son extrémité caudale présente aussi une digitation moins marquée, formant l'ébauche du quatrième rameau issu de cette extrémité bronchique. Comme pour la bronche précédente, les bourgeons formés par les incisures qui ont divisé l'élargissement distal, paraissent s'être dédoublés par un plan frontal et forment deux séries superposées de rameaux bronchiques, l'une superficielle, l'autre profonde. La portion latérale de cette troisième entobronche non visible sur la figure 5 s'est beaucoup développée : elle forme une vaste poche placée à la face ventrale du poumon et un peu du côté latéral ; c'est le sac diaphragmatique antérieur qui donne, par son extrémité craniale, un bourgeon très net s'enfonçant dans le tissu pulmonaire et qui constitue l'origine des bronches récurrentes de ce sac. Sur le conduit qui rattache le sac diaphragmatique antérieur à la troisième entobronche est inséré un tube variqueux irrégulier dirigé cranialement et en dehors pour aller se placer cranialement à l'entrée de la bronche dans le poumon et qui constitue l'ébauche du sac thoracique. Ces parties ne pouvaient être représentées sur la figure 5, vue par la face médiale. Pour comprendre leur disposition voir fig. X.

La quatrième entobronche, E_4 qui au stade précédent avait ses extrémités distales placées encore profondément dans le mésenchyme et assez éloignées de la périphérie de l'ébauche pulmonaire, a atteint maintenant cette dernière, au moins pour ce qui est de son rameau médial qui se comporte à son extrémité distale comme ceux des précédentes entobronches. Il se termine en effet, par un élargissement en patte d'oie, aplati contre la périphérie de l'ébauche pulmonaire et qui tend à se diviser par des sillons, en rameaux bronchiques tant superficiels que profonds. Le rameau latéral a beaucoup grandi et s'est porté très nettement vers le bord latéral de l'ébauche.

Il existe parfois dans cet embryon, une cinquième entobronche dont le tronc irrégulier présente une série de bosselures, origine d'autant de futurs rameaux, mais qui n'est pas vue sur la face représentée de la reconstruction.

Les ectobronches ont beaucoup grandi depuis le sixième jour, elles se déploient en un éventail dont les branches partant du bord médial de la mésobronche se dirigent d'abord en dedans puis se recourbent de haut en bas, dans la direction dorso-ventrale pour se porter vers les extrémités correspondantes des entobronches qui commencent à s'incliner vers elles (fig. 5). L'extrémité distale des ectobronches qui se replie ainsi le long de la face médiale du poumon et va au-devant des bourgeons entobronchiques présente la même forme que ces derniers, c'est-à-dire un élargissement distal en patte d'oie avec des bronches superficielles et des bronches profondes, indiquées seulement à ce moment par quelques renflements peu distincts.

Le groupe des bronches secondaires latérales que nous avons vu exister au stade de six jours, présente maintenant un développement plus considérable, chacune de ces bronches s'étant fortement allongée dans le sens latéral et munie en outre de bronches tertiaires. L'une d'elle, la troisième, est plus longue que les autres et présente à son extrémité distale, un bourgeon spécial qui s'enfonce dans le mésenchyme du diaphragme primaire et qui va devenir le sac diaphragmatique postérieur.

Si on examine la face médiale de la reconstruction (fig. 5), on observe une série de dispositions très importantes parce qu'elles font encore ressortir la caractérisation précoce du poumon des Oiseaux, par certains traits particuliers de son ébauche et par le mode de formation des ramifications bronchiques. Sur cette figure, on voit en effet que les ramifications bronchiques sont groupées sur les deux faces dorsale et ventrale du poumon d'une manière exclusive, laissant entre elles un large espace vide occupé par le mésenchyme. La face ventrale nous présente les quatre entobronches

dont le bord médial élargi offre maintenant une série de digitations correspondant aux bourgeons des parabronches. Ces digitations s'infléchissent du côté dorsal, pour passer de la face ventrale du poumon, où elles sont nées, sur la face médiale : elles semblent ainsi aller au-devant des digitations venues des ectobronches. Dans certains points et notamment sur la troisième entobronche, on distingue nettement deux rangs de digitations superposées, les unes plus externes contiguës à la face médiale de l'ébauche, les autres plus profondes et situées dans l'épaisseur même du mésenchyme. Cette subdivision des extrémités bronchiques, répondant comme il a été dit à la formation de parabronches internes, paraît se faire, comme la formation des digitations elles-mêmes, par une sorte d'étranglement et de pincement des extrémités élargies des entobronches, telles qu'on les a décrites au stade précédent. Par suite, ces extrémités d'abord continues présentent des formations digitées ou pennées, subdivisées même en deux plans, ou tout au moins pourvues de digitations pennées à leur face profonde. Les extrémités médiales des ectobronches se comportent de même et se dirigent vers celles des entobronches en suivant la face médiale du poumon : on voit ainsi dans la figure 5 ces extrémités en regard les unes des autres, faire présager la liaison qui s'effectuera plus tard entre elles et qui viendra fermer le cercle constitué par chaque conduit aérien.

Ainsi les premières ramifications des gros troncs bronchiques sont d'abord exclusivement superficielles et, rampant sur les faces opposées de l'ébauche pulmonaire, s'avancent les unes vers les autres, laissant entre elles comme aux stades précédents une partie de l'ébauche pulmonaire dépourvue de ramifications bronchiques et uniquement occupée par le mésenchyme. Cette disposition assez facile à voir sur la reconstruction se retrouve de même sur les coupes et notamment sur le bord médial où les parabronches *Pb* vont nettement les unes au devant des autres (fig. V).

Toutes les ébauches bronchiques contenues dans le poumon de huit jours étant ainsi décrites, il convient de signaler les ressemblances et les différences que ce poumon présente avec celui des autres animaux.

La distribution superficielle des principaux troncs bron-

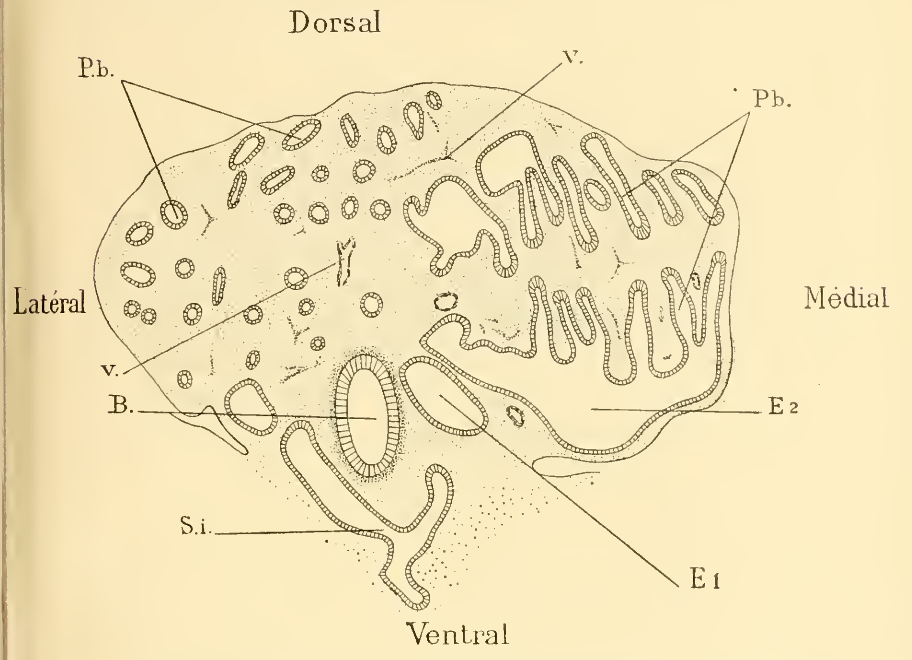


Fig. V. — Coupe transversale dans le poumon droit d'un embryon de Poulet de 9 jours. Développement des parabronches dans le mésenchyme pulmonaire. Gr. = 1 × 50 — *B.*, bronche extra-pulmonaire ; E_1., première eutobronche ; E_2., deuxième entobronche ; *P. b.*, parabronches ; *S i*, sac interclaviculaire ; *v.*, vaisseaux sanguins.

chiques indique déjà un des caractères les plus frappants du poumon adulte des Oiseaux ; mais le poumon de huit jours n'offre pas encore la caractéristique dominante, la continuation directe des tubes bronchiques les uns dans les autres par confluence de leurs extrémités distales. Sous ce rapport cette ébauche pulmonaire rappelle donc encore les caractères de l'arbre bronchique des autres Amniotes chez lesquels cette fusion ne s'opère jamais.

Il est vrai que l'ébauche des sacs aériens déjà visibles à

ce stade est encore un trait caractéristique ; mais à ce moment les sacs aériens ne sont point encore assez dilatés pour attirer l'attention d'une manière trop forte, et à part l'un deux (le sac diaphragmatique antérieur) dont les dimensions relativement considérables et la forme très différente des extrémités distales des bronches, constituent des traits distinctifs, les autres n'offrent pas encore à ce moment de caractères bien particuliers et ne s'opposent pas suffisamment à de simples bronches pour qu'on les distingue sans autre considération. En effet, sur les reconstructions de l'arbre bronchique seules reconstructions que l'on puisse faire de l'ébauche pulmonaire, les ébauches des sacs cervical, interclaviculaire, diaphragmatique postérieur et abdominal se montrent comme des conduits plus ou moins cylindriques. On a déjà signalé celles du sac cervical, du sac interclaviculaire, du sac abdominal : celle du sac diaphragmatique postérieur est constituée par la troisième bronche latérale, née sur la mésobronche et que l'on a signalée dans l'embryon de six jours. Mais sur les coupes totales où se voit la périphérie de l'ébauche pulmonaire, les rapports particuliers que les ébauches des sacs contractent avec elle, permettent de les distinguer nettement : en effet, comme l'a fait remarquer Bertelli (1905), ces ébauches s'enfoncent plus ou moins profondément dans la lame mésenchymateuse qui constitue le diaphragme primaire et s'y développent ultérieurement d'une manière prépondérante. Dans ce développement la partie cavitaire des sacs repousse au-devant d'elle une partie du diaphragme primaire, tandis qu'elle laisse entre elle-même et le tissu du poumon, l'autre moitié du diaphragme primaire qui va constituer le diaphragme définitif.

Nous ne occuperons pas du développement ultérieur de la partie cavitaire des sacs renvoyant pour cela au travail très détaillé de l'auteur italien. Nous ferons remarquer seulement que les sacs aériens se comportent dans leurs ébauches primitives exactement comme des bronches. Ce qui le prouve bien, c'est qu'ils participent de ce caractère si particulier des

bronches des Oiseaux, à savoir d'entrer à nouveau en contact avec les bronches venues d'un point opposé et de se fusionner avec elles. C'est ainsi en effet, qu'il faut expliquer la formation des bronches récurrentes dont nous allons examiner maintenant le développement.

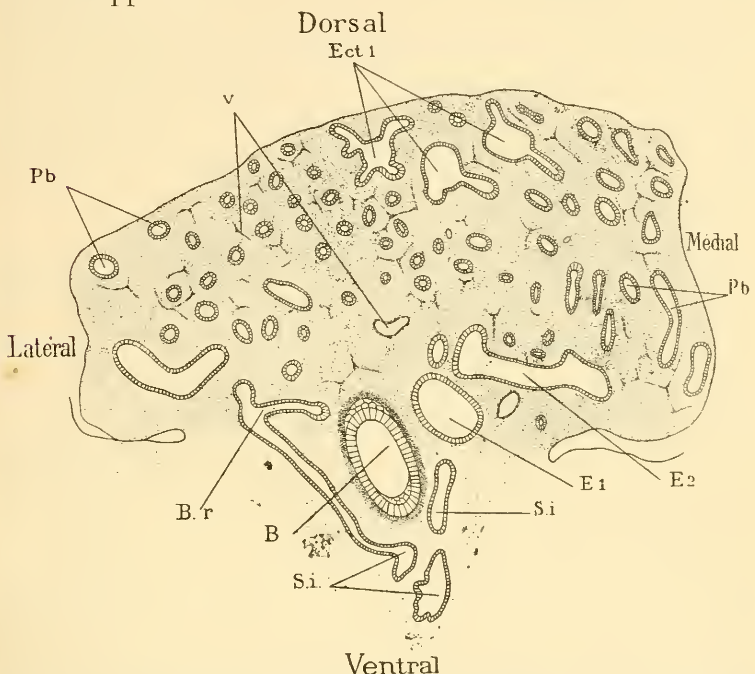


Fig. VI. — Coupe transversale dans le poumon droit d'un embryon de Poulet de 10 jours. Développement des bronches récurrentes du sac interclaviculaire. Gr. = 1 × 38. — *B.*, bronche extra-pulmonaire ; *B. r.*, bronche récurrente du sac interclaviculaire ; E_1, première entobronche ; E_2, deuxième entobronche ; Ect_1., première ectobronche ; *Pb.*, parabronches ; *S. i.*, sac interclaviculaire ; *v.*, vaisseaux sanguins.

Développement des bronches récurrentes. — Ces bronches ne sont autre chose que la continuation de l'extrémité distale des sacs, elles établissent une anastomose entre un sac aérien comparable à une bronche et une autre bronche. En se basant sur cette manière de voir, on peut donc décrire dans les sacs aériens trois parties qui sont : 1° un conduit direct représenté par un tronc bronchique, naissant sur une grosse bronche (entobronche ou mésobronche) ; 2° une partie cavitaire cons-

tituant le sac lui-même et se développant en dehors du poumon ; 3° une partie récurrente qui représente l'extrémité distale des bronches ordinaires et qui, comme celles-ci, sert à établir la communication entre deux territoires bronchiques d'origine distincte.

La description du développement des bronches récurrentes mérite d'autant plus de nous retenir un instant, qu'elle est un point absolument inconnu encore de la structure pulmonaire des Oiseaux et qu'elle confirme pleinement l'interprétation que nous avons donnée de ces bronches.

Nous les examinerons à propos de chaque sac.

Le sac cervical ne présente jamais chez l'adulte de bronche récurrente. Chez l'embryon son ébauche est toujours très simple et a la forme d'un canal plus ou moins renflé à son extrémité distale, saillant hors de l'ébauche pulmonaire, mais dépourvu de bourgeons latéraux.

Le sac interclaviculaire présente des bronches récurrentes très visibles sur les coupes transversales de l'embryon au dixième jour. Comme le montre la figure VI, le sac interclaviculaire offre à ce moment la forme d'une cavité aplatie *S. i.* fig. VI, situé ventralement à la bronche extra-pulmonaire dans l'épaisseur du diaphragme primaire ; mais cette cavité n'est pas simple, elle se prolonge par des diverticules distincts : deux sont représentés dans la figure VI, l'un plus médial se place au voisinage de la bronche et formera plus tard la partie du sac qui enveloppe cette dernière. L'autre placé du côté latéral, comprend deux bourgeons qui s'enfoncent dans le mésenchyme de l'ébauche pulmonaire et qui répondent manifestement aux bronches récurrentes. L'un d'eux dirigé vers la bronche intra-pulmonaire, présente à son extrémité distale un épaississement de son épithélium qui indique le bourgeonnement de cette extrémité bronchique. Ce caractère montre que l'on a bien à faire à un rameau né sur ce sac et non pas à un tube qui viendrait s'y ouvrir en partant d'ailleurs. L'examen attentif de la série confirme entièrement que cette

bronche est un diverticule du sac, car elle ne se rattache qu'à lui et ne communique encore avec aucune autre cavité aérienne. En outre, l'étude comparative d'autres embryons du même âge ne laisse pas douter du bourgeonnement intra-pulmonaire, de l'extrémité latérale de l'ébauche du sac interclaviculaire. Comme d'autre part, ces bourgeons sont

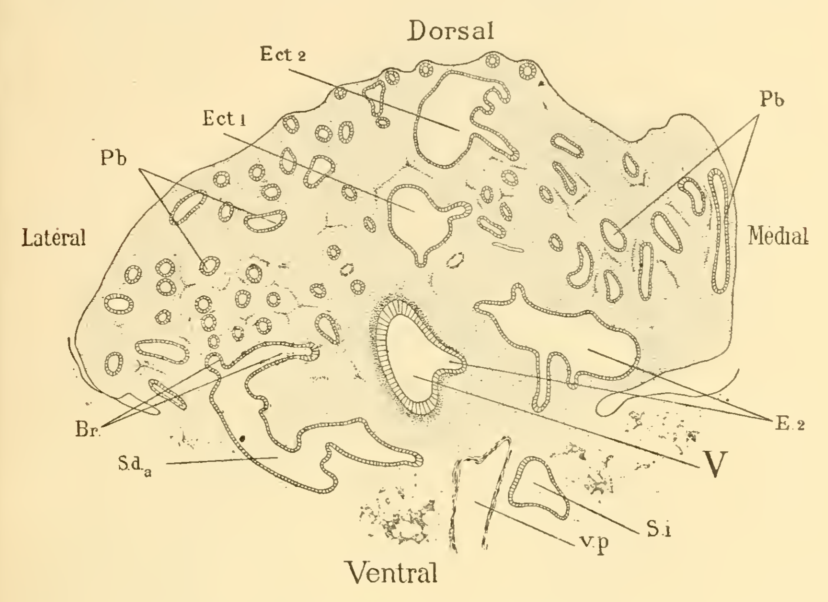


FIG. VII. — Coupe transversale dans le poumon droit d'un embryon de Poulet de 10 jours : cette coupe passe un peu en arrière de celle représentée dans la figure VI. Développement des bronches récurrentes du sac diaphragmatique antérieur. Gr. = 1 × 38. — *B r.*, bronches récurrentes du sac diaphragmatique antérieur ; E_2., deuxième entobronche ; Ect_1., première ectobronche ; Ect_2., deuxième ectobronche ; *P. b.* parabronches ; *S. d. a.*, sac diaphragmatique antérieur ; *S. i.*, sac interclaviculaire ; *V*, vestibule ; *v. p.*, veine pulmonaire.

situés latéralement à la bronche, il ne peut être mis en doute qu'ils répondent aux bronches récurrentes, décrites dans le sac interclaviculaire de l'adulte.

Les bronches récurrentes du sac diaphragmatique antérieur, se distinguent de même très aisément sur l'embryon de 10 jours. La figure VII représente ce sac dont la cavité, située dans le diaphragme primaire, est fort irrégulière *S. d. a.* fig. VII. et de même que pour le sac précédent, on distingue sur l'ex-

trémité latérale une série de bourgeons ou de conduits répondant indubitablement aux bronches récurrentes. Ces conduits sont en effet très nettement intra-pulmonaires. Si l'on fait passer une ligne droite par les extrémités de la cavité pleurale,

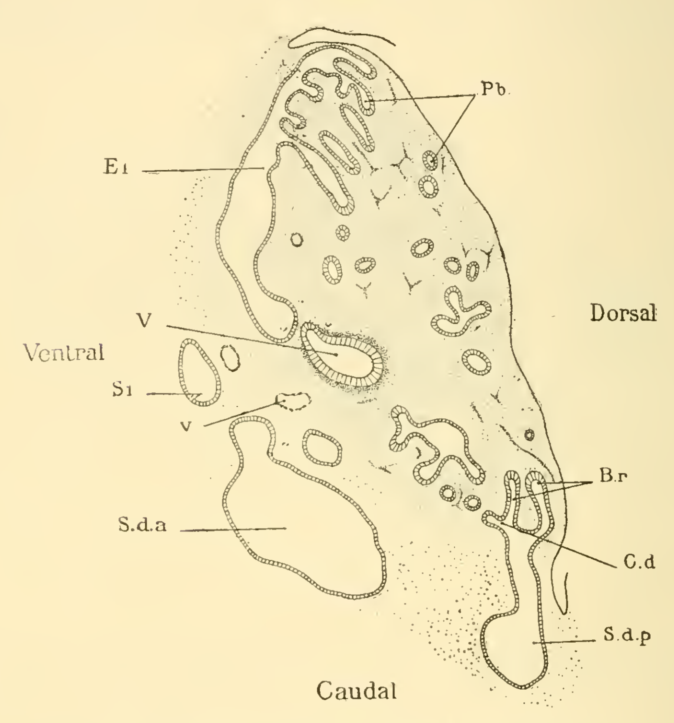


Fig. VIII. — Coupe sagittale dans le poumon droit d'un embryon de Poulet de 9 jours. Développement des bronches récurrentes du sac diaphragmatique postérieur. Gr. = 1 × 38. — *B. r.*, bronches récurrentes du sac diaphragmatique postérieur ; *C. d.*, canal direct de ce sac ; E_1, première entobronche ; *Pb.*, parabronches ; *S. d. a.*, sac diaphragmatique antérieur ; *S. d. p.*, sac diaphragmatique postérieur ; *S. i*, sac interclaviculaire ; *V*, vestibule.

cette ligne, répondant à une coupe du hile pulmonaire, rencontre le bord ventral de la bronche extra-pulmonaire et laisse en dehors du poumon la plus grande partie du sac diaphragmatique antérieur, tandis que le reste de ce sac, et en particulier les bourgeons et les conduits qui lui sont annexés, sont nettement intra-pulmonaires. Comme pour le

sac interclaviculaire ces bronches récurrentes sont situées du côté latéral, c'est-à-dire en dehors de la bronche et par conséquent dans une position tout à fait distincte de celle du conduit direct de ce sac.

Les bronches récurrentes du sac diaphragmatique postérieur, sont particulièrement bien visibles sur la figure VIII qui appartient à une série de coupes faites parallèlement à la face ventrale de l'ébauche pulmonaire. Le sac se montre rattaché au poumon par un canal et il s'y prolonge par trois conduits : deux dirigés à peu près parallèle-

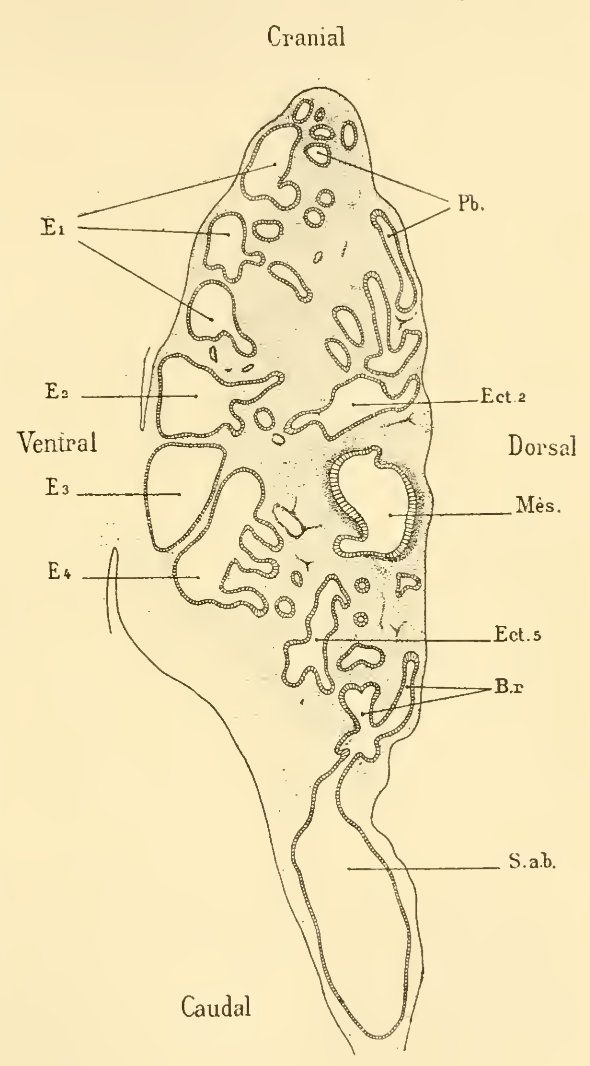


Fig. IX. — Coupe sagittale dans le poumon droit d'un embryon de Poulet de 9 jours. Développement des bronches récurrentes du sac abdominal. Gr. = 1 × 38. — *B. r.*, bronches récurrentes du sac abdominal ; E_1, E_2, E_3, E_4, première, deuxième, troisième, et quatrième entobronches ; $Ect._2$, Ect_5., deuxième et cinquième ectobronches ; *Mes.*, mésobronche ; *Pb.*, parabronches ; *S. ab.*, sac abdominal.

ment l'un à l'autre vers l'extrémité craniale du poumon représentent les bronches récurrentes *B. r.* fig. VIII, l'autre dirigé médialement et d'arrière en avant est beaucoup plus court. Il représente l'extrémité du conduit direct du sac comme il est facile de le voir en suivant la série. Un peu en dedans de lui, se voient deux parabronches coupées transversalement. Enfin, dans la même figure, on distingue le sac diaphragmatique antérieur *S. d. a.* et une partie de son canal direct, situé sur le bord médial, enfin une partie du canal du sac interclaviculaire *S. i.*

Le sac abdominal se comporte chez l'embryon d'une façon assez particulière, à cause de la courbure très prononcée de l'extrémité de la mésobronche qui le porte. Cette courbure se ferme presque sur l'embryon de huit jours, de sorte que le sac abdominal forme presque un angle droit avec l'extrémité de la mésobronche. Cette disposition est encore conservée dans l'embryon de dix jours où nous voyons ce sac appendu par un canal étroit à une sorte de carrefour arrondi, sur lequel s'implantent quelques bronches. Ce carrefour est formé par l'extrémité terminale de la mésobronche, sur laquelle s'insérent deux canaux récurrents à direction caudo-craniale *B.r.* qui pénètrent dans le poumon et dont l'un plus médial présente une bifurcation à son extrémité, laquelle est en voie de bourgeonnement comme le montre l'épaisseur de l'épithélium (fig. IX).

La figure X schématise bien le développement des sacs aériens et de leurs bronches récurrentes. Elle représente la face ventrale du poumon d'un embryon de Poulet sur laquelle ne sont figurés que les entobronches indiquées par un pointillé, la mésobronche et les sacs aériens. Ces derniers sont encore tout petits et ne recouvrent qu'une partie limitée de l'ébauche pulmonaire. Le sac cervical *S. c.* inséré sur le rameau cranial de la première entobronche E_1 forme un prolongement en massue sur l'extrémité craniale de l'ébauche pulmonaire. Le sac interclaviculaire *S. i.* né sur le conduit d'origine du sac diaphragma-

tique antérieur, qui se rattache lui-même à la troisième entobronche, est relié à ce canal direct par un conduit cylindrique, le canal interclaviculaire précédemment décrit *C. i.* Il s'étale

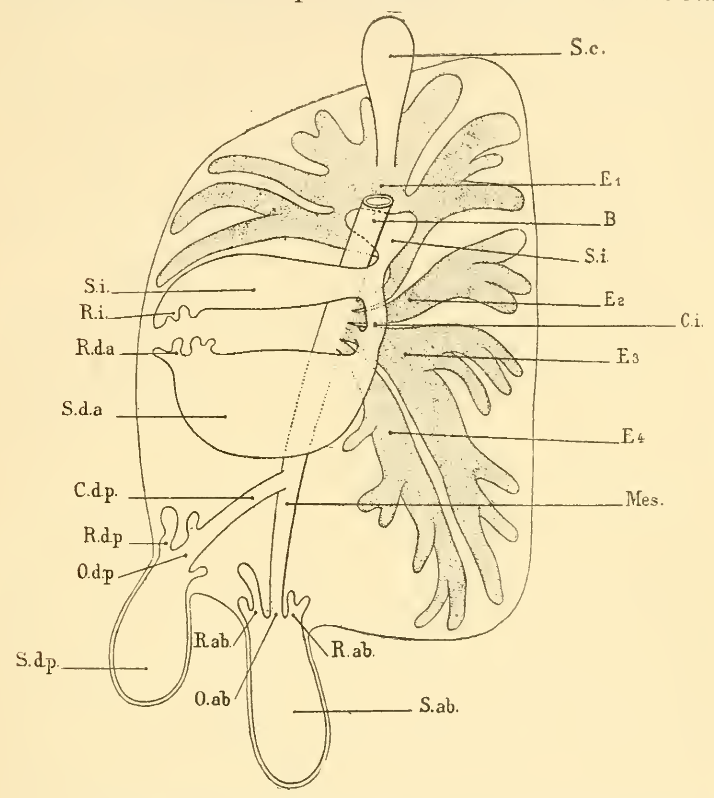


Fig. X. — Schéma pour montrer les rapports des sacs et de leurs bronches récurrentes avec la face ventrale du poumon droit (embryon de Poulet au dixième jour). — *B.*, bronche extra-pulmonaire ; *C. d. p.*, canal direct du sac diaphragmatique postérieur ; *C. i.*, canal du sac interclaviculaire ; E_1, E_2, E_3, E_4, première, deuxième, troisième et quatrième entobronches ; *Mes.*, mésobronche ; *O. ab.*, orifice direct du sac abdominal ; *O. d. p.*, orifice direct du sac diaphragmatique postérieur ; *R. ab.*, bronches récurrentes du sac abdominal ; *R. d. a.*, bronches récurrentes du sac diaphragmatique antérieur ; *R. d. p.*, bronches récurrentes du sac diaphragmatique postérieur ; *R. i.*, bronches récurrentes du sac interclaviculaire ; *S. ab.*, sac abdominal ; *S. c.*, sac cervical ; *S. d. a.*, sac diaphragmatique antérieur ; *S. d. p.* sac diaphragmatique postérieur ; *S. i.* sac interclaviculaire.

sur la face ventrale du poumon donnant à son extrémité latérale deux ou trois bourgeons représentant ses bronches récurrentes *R. i.* et il émet du côté cranial un diverticule *S. i.* qui se place dorsalement à la bronche extrapulmonaire *B*

Le sac diaphragmatique antérieur *S. d.a.*, né avec le précédent sur la troisième entobronche, s'étale comme lui à la face ventrale du poumon et émet également par son extrémité latérale des diverticules bronchiques qui rentrent dans le poumon pour former des bronches récurrentes *R. d. a.* Le sac diaphragmatique postérieur *S. d. p.*, qui se développe en grande partie en dehors du poumon, se rattache par une grosse bronche latérale secondaire à la mésobranche *C. d. p.* Il émet des diverticules récurrents *R. d. p.* sur tout le pourtour de son orifice direct *O. d. p.* Il en est de même pour le sac abdominal *S. ab.* situé à l'extrémité caudale de la mésobronche.

Développement des parabronches et du parenchyme. — Les parabronches se sont, depuis le huitième jour, considérablement développées. Dès le neuvième jour, les parabronches venues de la face profonde des ectobronches et des entobronches ont envahi le mésenchyme qui occupe le milieu de l'ébauche pulmonaire qui est alors traversée de toute part de conduits aériens. Dès le dixième jour le mésenchyme jusque-là continu et homogène, commence à se diviser en territoires distincts autour des parabronches grâce à l'apparition des vaisseaux sanguins qui décrivent, sur les coupes transversales, des polygones réguliers autour de chaque parabronche prise comme centre. Cette disposition qui s'aperçoit déjà sur le côté latéral de la coupe VII est figurée en détail dans les planches (fig. 6). Les vaisseaux qui forment ce polygone sont d'abord à l'état de pointes d'accroissement pleines, puis ils se creusent, çà et là, de lumières dans lesquelles on aperçoit des hématies. L'apparition des vaisseaux divise le mésenchyme en une série de prismes polygonaux ayant chacun pour axe une parabronche et indique ainsi de bonne heure une des dispositions fondamentales du poumon des Oiseaux, à savoir la distribution de leur parenchyme pulmonaire en colonnes prismatiques, qui a été observée depuis longtemps et figurée par Rainey (1849). Les différents conduits qui traversent le poumon ont à peu près tous à ce moment la même structure, et ils sont

constitués par des tubes épithéliaux, formés de cellules cylindriques hautes et présentant à peu près partout les mêmes dimensions, sauf à l'extrémité végétante des parabronches où l'épithélium est un peu plus élevé. Autour de ces tubes épithéliaux le mésenchyme forme une couche plus dense dans le pourtour des gros troncs bronchiques ou plus exactement autour du vestibule, de la mésobronche et de la partie tout à fait initiale des entobronches. Ce revêtement comprend : 1° une couche de fibres musculaires lisses, situées immédiatement en dehors de l'épithélium ; 2° un strate de cellules mésenchymateuses serrées les unes contre les autres et qui double extérieurement cette couche musculaire.

Au delà des gros troncs dont il vient d'être question, ce strate mésenchymateux fait complètement défaut et l'on observe seulement une couche musculaire lisse ; mais cette dernière s'étend d'une manière absolument continue sur toutes les ramifications de l'arbre bronchique ne s'arrêtant qu'à une courte distance de l'extrémité bourgeonnante des parabronches qu'elle n'atteint point, tant que dure leur accroissement.

Cet accroissement s'effectue principalement du neuvième au treizième jour, et c'est pendant cette période que la masse mésenchymateuse centrale de l'ébauche pulmonaire est envahie par les parabronches marchant à la rencontre les unes des autres, comme on le voit bien sur la figure 5 ou sur la coupe V, E_2 et *Pb*.

La rencontre des parabronches opposées s'effectue à la fin de cette période et la figure 7 en montre un exemple très net, observé au treizième jour. Comme on pouvait déjà le deviner par la disposition des parabronches chez l'adulte, une parabronche avant de se fusionner avec celle qui vient du côté opposé, se divise en Y ; puis chacun des bourgeons formant les bronches divergeantes de l'Y entre en contact avec un bourgeon venu d'une autre parabronche. Le tissu mésenchymateux qui les séparait, a entièrement disparu et les deux épithéliums s'accolent l'un à l'autre en s'engrènant profondément (fig. 7). Ils for-

ment ainsi une cloison épithéliale double qui ne tardera pas à disparaître, faisant place à la continuité parfaite des deux parabronches. La disparition de la cloison épithéliale formée par la rencontre des parabronches opposées, doit avoir une durée assez limitée car on n'en n'observe pas un grand nombre dans une même coupe ; le plus souvent, on trouve les parabronches encore légèrement distantes ou au contraire en communication parfaite entre elles, sans laisser de trace de la manière dont cette communication s'est effectuée ; mais l'observation rapportée dans la figure 7 ne peut laisser aucun doute sur ce point. Cette communication s'établit constamment au niveau des extrémités les plus reculées des parabronches, par abouchement direct et non point par des communications latérales entre bronches voisines comme le pensait Miller (1893) lorsqu'il comparait les communications bronchiques des Oiseaux aux perforations latérales que l'on peut observer dans les cloisons de sacs respiratoires voisins chez les Reptiles.

Dans le même temps que les communications s'établissent entre parabronches, celles-ci commencent à engendrer par toute leur périphérie le parenchyme pulmonaire (fig. 8 et 9). Pour cela, elles émettent sur toute leur surface externe une série de bourgeons d'abord pleins qui se dirigent radialement en s'enfonçant peu à peu dans le mésenchyme. Ces bourgeons pleins, pour végéter en dehors, écartent les cellules musculaires lisses dont il a déjà été question et passent entre ces dernières. Les muscles restent au pourtour immédiat de la parabronche où ils forment non plus un revêtement continu, mais un réticulum dont les travées sont contenues entre les bourgeons radiés de la parabronche. La lumière de la parabronche, bien qu'elle ne se prolonge pas encore jusque dans l'épaisseur des bourgeons qui au treizième jour sont pleins, forme cependant des diverticules irréguliers et se montre sur les coupes transversales irrégulièrement étoilée. Le fond des bourgeons saillants dans le mésenchyme est formé de cellules plus claires que celles de l'épithélium parabronchique. Ces bourgeons se

produisent avec une grande rapidité et en grand nombre. Ils ne tardent pas non plus à devenir creux et au quinzième jour (fig. 9), autour de chaque parabronche, on distingue une série de petits diverticules épithéliaux constitués par un épithélium unistratifié qui rayonnent tout autour de la parabronche et dont on voit les lumières s'ouvrir directement dans celle de cette dernière, lorsque la coupe les a rencontrées suivant leur axe. L'ensemble de ces diverticules radiés forme maintenant dans chaque prisme parabronchique une petite masse centrale plus fortement colorée que le mésenchyme ambiant qui la limite, et cette opposition s'accuse d'autant plus que le mésenchyme lui-même devient plus transparent et plus clair par suite du développement de sa substance fondamentale qui écarte d'autant plus ses cellules, et aussi par la formation de fentes dans son épaisseur.

Les diverticules radiés engendrés autour de chaque parabronche sont d'abord simples, mais ils ne tardent pas à se bifurquer ou à se ramifier plus abondamment par leur extrémité distale, comme on le voit très bien à partir du seizième jour. Il résulte de ce bourgeonnement (fig. 10), que l'on peut décrire dans les diverticules des parabronches deux parties : 1° une partie centrale plus large qui débouche directement dans la lumière de la parabronche que nous appellerons *vestibule* ; 2° des conduits périphériques plus fins naissant à peu près à la même hauteur dans le vestibule et qui sont les *capillaires aériens*.

Les vestibules sont séparés les uns des autres, par des lames étroites formées par les restes du tissu compris entre deux diverticules voisins. La partie la plus interne de ces lames qui répond au pourtour de la parabronche primitive forme comme un éperon saillant dans la lumière de cette dernière, éperon qui renferme près de son bord libre la bande musculaire lisse, résultant de l'écartement de la lame musculaire primitivement continue de la parabronche embryonnaire.

Malgré les recherches multipliées faites sur des embryons

recueillis entre le seizième jour et l'éclosion, il ne m'a pas été possible de suivre le développement du parenchyme pulmonaire. On peut observer aisément des figures un peu plus compliquées que celles du seizième jour. On voit en particulier les vestibules et les capillaires aériens qui leur font suite se différencier et s'opposer davantage, mais on ne saisit ni la formation ni le progrès des anastomoses qui s'établissent entre les différents capillaires d'un même parabronche ou de parabronches voisines et qui caractérisent le poumon achevé. On peut en effet, observer déjà des anastomoses parfaitement établies dans un petit Poulet encore dans la coquille, aussi bien que chez un Poulet éclos : mais le moment précis où s'établissent ces anastomoses m'a complètement échappé, bien que je me sois efforcé d'étudier des embryons de différents âges.

CHAPITRE V

LE PARENCHYME PULMONAIRE : ÉTUDE HISTOLOGIQUE

Comme on l'a vu dans la description embryologique, les bronches des Oiseaux présentent une structure très uniforme pendant tout le cours du développement. Toutes consistent en un tube épithélial dont la paroi, formée de cellules cylindriques hautes, est revêtue extérieurement par une couche, d'abord continue, de fibres musculaires lisses. La partie initiale de l'arbre bronchique qui répond au vestibule de l'adulte présente seule en dehors de cette couche musculaire une couche plus dense de mésenchyme qui la distingue des autres bronches. Chez l'adulte, on peut distinguer dans l'arbre bronchique les parties suivantes :

1° La *bronche extra-pulmonaire ;* 2° le *vestibule ;* 3° la *mésobronche* avec la partie initiale des entobronches jusqu'à la terminaison du canal direct des sacs aériens correspondants,

le canal direct du sac diaphragmatique postérieur, et enfin la partie initiale des bronches récurrentes, parties qui ont toutes la structure de la mésobronche et forment avec elle la troisième catégorie des voies aériennes ; 4° les gros *troncs bronchiques* (entobronches ou ectobronches) considérés un peu au delà de leur origine qui appartient à la catégorie précédente et qui ne portant de parenchyme pulmonaire que sur une partie de leur étendue ont reçu de F. E. SCHULZE le nom d'*hémiparabronches ;* 5° toutes les *parabronches* quelle que soit leur situation et leur diamètre.

Chacune de ces catégories offre une structure différente et mérite d'être étudiée à part.

BRONCHE EXTRA-PULMONAIRE. — La bronche extra-pulmonaire comprend une tunique muqueuse, des anneaux cartilagineux, et en dehors d'eux une mince couche de tissu conjonctif lâche, revêtue par l'épithélium du sac interclaviculaire qui l'entoure.

La tunique muqueuse comprend un épithélium cylindrique haut, à cils vibratiles et présente des plis longitudinaux peu marqués dont le fond est généralement occupé par des cellules à mucus. Le chorion de la muqueuse est mince et peu développé. Les anneaux cartilagineux, toujours complets, sont souvent revêtus d'une couche mince de tissu osseux, d'origine périchondrale, et leurs cellules cartilagineuses sont fréquemment bourrées de granulations graisseuses, comme cela s'observe du reste dans le cartilage de l'arbre bronchique des Mammifères adultes. Ces anneaux sont unis entre eux par du tissu fibreux et par une couche épaisse de fibres musculaires lisses annulaires, en dehors de laquelle on observe le tissu conjonctif lâche dont il a été question et qui renferme, çà et là, de petits groupes de vésicules adipeuses. Ces trois couches : muqueuse, squeletto-musculaire et conjonctive sont les seules qui constituent la bronche à son entrée dans le poumon. Le revêtement externe d'épithélium pavimenteux unistratifié qui lui est fourni par le sac aérien interclaviculaire dans sa

partie extra-pulmonaire, fait défaut dès qu'elle aborde le poumon.

Vestibule. — Le vestibule ne diffère de la bronche que par son diamètre et par la disposition des cartilages qui sont représentés ici seulement par des pièces semi-lunaires, siégeant entre les orifices des entobronches, dans l'éperon formé par ces dernières. Ces lames cartilagineuses sont les derniers représentants de ce tissu dans le poumon des Oiseaux et ne se retrouvent point au delà du vestibule. Comme les anneaux bronchiques, elles peuvent présenter sur leur surface une mince couche d'os (Poulet). En dehors de l'absence d'anneaux cartilagineux complets, le vestibule ne diffère que très peu de la bronche ; même tunique muqueuse avec épithélium cilié haut, même couche musculaire. Il y a lieu toutefois de signaler dans l'épaisseur du chorion muqueux de petits amas lymphoïdes en forme de nodules aplatis et plus ou moins discrets. En dehors de la tunique musculaire on observe chez les animaux adultes quelques petits groupes de vésicules adipeuses.

Bronches de la troisième catégorie. — Les différents conduits que nous rangeons dans ce groupe (mésobronche, origines des entobronches jusqu'à la terminaison du canal direct des sacs aériens correspondants canal direct du sac diaphragmatique postérieur et origine des bronches récurrentes) possèdent tous la même structure. Ils sont caractérisés par ce fait qu'ils n'émettent jamais sur leur parcours de fins canaux entrant dans la constitution du parenchyme pulmonaire et ne donnent naissance qu'à des parabronches. Ce ne sont donc point, à proprement parler, des voies respiratoires, puisque le parenchyme pulmonaire ne se développe point sur leurs parois, mais elles conduisent dans des bronches respiratoires qui, elles, naissent sur tout leur pourtour. En plus de ce caractère elles offrent une structure commune qui permet de les reconnaître aisément sur les coupes, elles possèdent toutes une tunique muqueuse comprenant un épithélium cilié analogue à celui des voies précédentes, des plis longitudinaux

peu saillants avec cellules à mucus, une couche musculaire lisse et en dehors de cette dernière une atmosphère de tissu conjonctif lâche qui les relie aux organes voisins et qui, plus ou moins développée suivant les connections anatomiques, peut enfermer des cellules adipeuses en petit nombre. Dans le chorion muqueux on observe fréquemment des nodules lymphoïdes qui paraissent de préférence disposés au pourtour des orifices parabronchiques percés dans la paroi de ces conduits. La présence d'un épithélium cilié est absolument caractéristique de toutes ces bronches, d'autant plus que cet épithélium ne se rencontre jamais à partir des conduits de la catégorie suivante quelle que soit leur grosseur. La présence des cils vibratiles semble donc caractériser exclusivement dans le poumon des Oiseaux la portion des voies aériennes destinées uniquement à la conduction de l'air et dont la paroi ne joue aucun rôle direct dans la respiration proprement dite. Ces conduits purement vecteurs de l'air peuvent d'ailleurs tirer leur origine plus ou moins directement de la trachée ou au contraire des sacs aériens comme on le voit pour les bronches récurrentes. Mais dans ce cas, il faut se rappeler que ces conduits sont toujours extrêmement courts et ne tardent pas à se transformer en parabronches. Il faut signaler aussi que dans les bronches récurrentes et particulièrement au niveau des sacs diaphragmatique postérieur et abdominal la couche musculaire s'épaissit fortement autour de l'orifice du sac en constituant une espèce de sphincter.

Hemiparabronches. — Ce terme récemment proposé par F. E. Schulze (1908) qualifie heureusement les bronches dont nous avons à parler maintenant et qui se distinguent par ce fait qu'elles émettent les voies directement affectées à la respiration comme le font les parabronches, mais que contrairement à ces dernières, elles n'engendrent du parenchyme respiratoire que sur une partie de leur pourtour, soit la moitié ou un peu davantage. Elles sont représentées dans le poumon des Oiseaux par la plus grande partie des entobronches et des

ectobronches (E_1 fig. XI), en un mot par les gros troncs superficiels qui viennent en contact immédiat avec la surface pulmonaire et qui ne donnent point de parenchyme dans toute la partie de leur surface où ce contact est trop immédiat pour laisser place à la production de ce parenchyme. Comme l'avait déjà fort bien vu Campana (1875, p. 215 et suivantes), la paroi des hémiparabronches est parcourue par un réseau de petits plis saillants déterminant des alvéoles de grandeur différente. Ce réseau avait, il est vrai, été signalé antérieurement à Campana, et sa nature principalement musculaire avait été bien montrée par Eberth (1863), mais Campana a mieux précisé les rapports de ces différentes alvéoles, il a montré que les plus grandes renfermaient l'origine des parabronches, tandis que les plus petites interposées aux précédentes et les séparant les unes des autres sur des intervalles de 1 mm. à 1 mm. 5, répondaient aux orifices du parenchyme pulmonaire.

Les hémiparabronches présentent donc en somme des conduits de diamètre variable dont une portion, contiguë à la surface pulmonaire est formée par une simple paroi mince et dont le reste présente à la fois des orifices parabronchiques et des orifices plus fins conduisant dans le parenchyme pulmonaire. La partie mince des hémiparabronches permet de voir aisément la structure originelle de ces conduits et les différences qu'elle présente avec les autres conduits précédemment décrits. Elle consiste uniquement en une muqueuse mince pourvue de fibres musculaires lisses disposées en un réticulum qui fait une saillie plus ou moins marquée dans la lumière des hémiparabronches. La muqueuse comprend un épithélium pavimenteux plat, bien différent de l'épithélium cilié qui a été décrit dans les précédents canaux. Le chorion est très mince, il ne renferme jamais de formations lymphoïdes mais il est parcouru par des fibres musculaires lisses qui se groupent en travées plus ou moins épaisses anastomosées en réseaux. Les travées les plus épaisses forment des mailles larges, bien saillantes dans la lumière, et parcourues elles-mêmes par un réticulum plus

délicat, formé par des travées d'épaisseur moindre. Toutes ces travées sont du reste revêtues par l'épithélium pavimenteux qu'elles repoussent au-devant d'elles, et l'ensemble forme, sur la coupe, des éperons plus ou moins saillants selon l'état du développement des parties, et qui sont reliés par des transitions insensibles avec les éperons très saillants qui séparent entre eux les vestibules sur la face opposée de l'hémiparabronche. Il est très remarquable que même sur la portion la plus mince de la paroi de l'hémiparabronche, qui semble à l'œil nu absolument lisse, on distingue aisément au microscope le réseau musculaire qui s'est disposé sur cette paroi, cependant dépourvue de parenchyme, exactement de la même façon que dans sa partie parenchymateuse. Cette sorte de tentative d'achèvement de la structure dans une partie qui cependant ne fonctionnera jamais s'obsérve non seulement pour les muscles, mais aussi pour le système vasculaire des hémiparabronches, et l'on voit sur les injections, dans la portion de leur paroi mince qui confine à celle dans laquelle le parenchyme se développe, de véritables nappes de capillaires sanguins, parallèles entre eux et tous au contact qui semblent être là en si grand nombre pour attendre les capillaires aériens qui ne sont point développés dans cette partie de la bronche. Cette disposition particulière des capillaires sanguins n'avait pas échappé aux anciens auteurs et Duvernoy la signale dans la seconde édition de l'anatomie comparée de Cuvier (t. VII, p. 151), G. Fischer l'a également représentée dans son travail (**1905**, Taf. I, fig. 10 et 11) : je l'ai observée très facilement sur des injections au nitrate d'argent faites par l'artère pulmonaire chez le Pigeon. La structure de la portion mince des hémiparabronches permet de comprendre la constitution typique de leurs parois propres, car c'est à peu près le seul point de ces conduits ou cette paroi puisse s'observer à l'état d'isolement. Partout ailleurs elle est si bien interrompue par les innombrables orifices qui la criblent, tant ceux des parabronches que ceux des vestibules, qu'il est

impossible de la suivre sur une longueur suffisante pour s'en faire une bonne idée. Toutefois, au voisinage des orifices parabronchiques, on n'observe point immédiatement d'orifices vestibulaires et il existe toujours sur une longueur répondant au moins à toute l'épaisseur du prisme formé par le parenchyme autour de la parabronche, une surface où la paroi propre de l'hémiparabronche peut être suivie et en quelque sorte isolée. C'est là un caractère qui permet de distinguer facilement au point de vue histologique les hémiparabronches des parabronches elles-mêmes. En effet, ces dernières n'engendrent point sur leur pourtour de nouvelles parabronches mais seulement des tubes aériens plus fins, les vestibules qui, plus uniformément répartis, ne laissent pour ainsi dire point de portion imperforée dans la paroi de la parabronche qui se trouve réduite par là même à un simple réseau formé par le bord des lames séparant les vestibules les uns des autres. Il en résulte que l'on ne peut ainsi décrire aux parabronches de véritable paroi propre, cette paroi étant pour ainsi dire réduite à l'état d'une simple dentelle extrêmement délicate. Il était donc très important de bien préciser la nature histologique de la paroi propre des hémiparabronches et de voir les ressemblances et les différences qu'elle présente avec des conduits précédemment décrits. Nous avons vu que cette paroi est formée d'un épithélium plat ne présentant jamais de cils vibratiles ni de plis longitudinaux, contrairement à ce que l'on observe dans les premières voies aériennes. Campana avait déjà signalé les différences de la paroi de ces deux sortes de conduits et fait remarquer que la tunique muqueuse des bronches qui nous occupe est « différente de celle qui revêt la bronche trachéale, beaucoup plus mince, sèche, pâle et dépourvue des plis longitudinaux et onduleux, que nous avons signalés dans la muqueuse trachéo-bronchique ».

Parabronches. — Les parabronches se distinguent par une série de caractères macroscopiques et microscopiques. Tout d'abord leur calibre est à peu près uniforme pour une espèce

donnée et dans les points correspondants du poumon. Ce sont des tubes flexueux, plus fins d'une manière générale chez les Oiseaux bons voiliers, plus larges chez le Poulet, mais toujours d'un diamètre assez considérable, ce qui donne aux coupes du

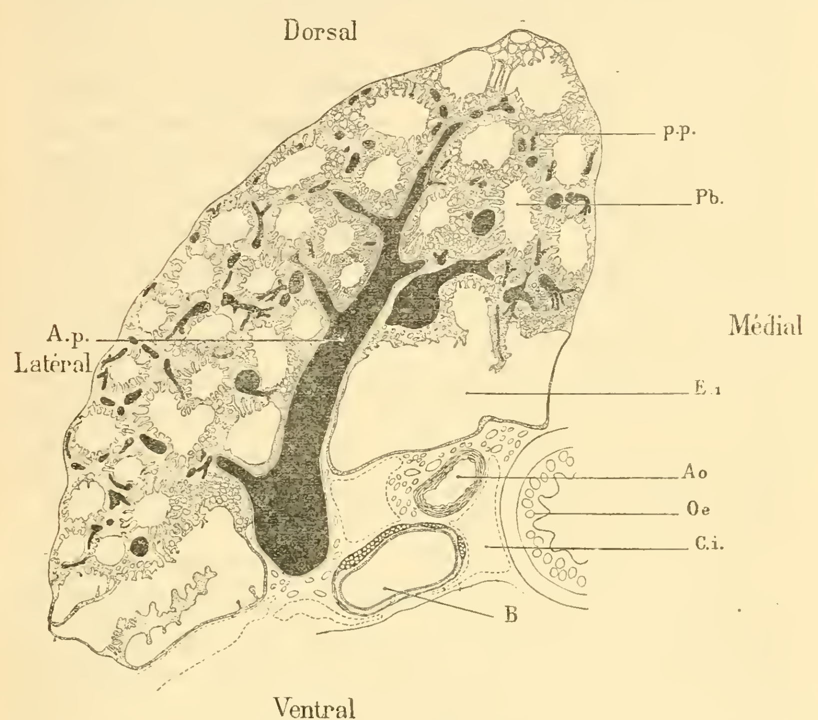


FIG. XI. — Coupe transversale dans un poumon de Serin, *Pyrrhula canaria*. Gr. = 1 × 15. — *Ao.*, aorte ; *Ap.*, artère pulmonaire ; *B.*, bronche extra-pulmonaire ; *C. i.*, canal interclaviculaire ; E_1, première entobronche ; *Oe*, œsophage ; *Pb.*, parabronche ; *p. p.*, parenchyme pulmonaire.

poumon cet aspect perforé si caractéristique (fig. XI). D'autre part, leur calibre reste toujours le même sur toute leur longueur et contrairement aux fines bronches des Mammifères, elles ne vont point en s'atténuant. De plus, elles ne donnent point naissance à des bronches plus fines, mais sont elles-mêmes les plus déliées de ces canaux et tout ce qui s'ouvre dans les parabronches appartient au parenchyme pulmonaire ; de là, résulte une opposition très nette entre elles et les hémipa-

rabronches, parce que leur lumière ne conduit que dans une seule sorte de voies aériennes, les vestibules, tandis que dans les hémiparabronches on trouve à la fois les vestibules et les orifices des parabronches. Une autre conséquence de cette disposition, c'est que la paroi propre qui limite leur lumière et qui dans les bronches précédentes était anatomiquement isolable, n'est plus ici représentée que par le reticulum très fin, séparant les orifices vestibulaires les uns des autres et qui répond sur les coupes aux minces lames séparant les cavités vestibulaires voisines. Ces lames, constituées par l'épithélium et par le reste du mésenchyme qui sépare primitivement dans l'embryon les évaginations vestibulaires, se terminent dans la lumière de la mésobronche par un léger épaississement, dû principalement à la présence à ce niveau d'une travée musculaire lisse, reste de la couche musculaire continue observable dès le dixième jour chez l'embryon. Ces petits renflements des extrémités internes des lames intervestibulaires forment le reticulum qui a été décrit par maints auteurs à la surface interne des parabronches et dont nous avons parlé plus haut.

Les parabronches émettent de toutes parts des expansions radiées de leur lumière, dérivées des évaginations décrites à à propos de l'embryologie. Ces diverticules se distinguent par leur diamètre et par leur structure en deux catégories : 1° le vestibule ; 2° les capillaires aériens.

Les vestibules sont des conduits cylindriques courts, c'est-à-dire dont la longueur ne dépasse pas le tiers du rayon du parenchyme affecté à chaque parabronche. Leur diamètre est assez large et mesure : 0 mm. 10 à 0 mm. 14 chez le Poulet, 0 mm. 06 à 0 mm. 10 chez le Pigeon. La paroi de ces vestibules continue près de leur extrémité interne, se trouve au contraire perforée par les orifices de nombreux capillaires aériens dans leur partie externe. Elle est constituée par un épithélium aplati formé de cellules à grand axe transversal, c'est-à-dire perpendiculaire à celui du vestibule (fig. XII). En dehors de cet épithélium la paroi vestibulaire comprend

une membrane vitrée très mince et un riche réseau de capillaires sanguins qui çà et là se rassemblent pour former les troncs d'origine de la veine pulmonaire. Dans la portion la plus interne du vestibule la paroi intervestibulaire, plus épaisse, comprend, outre la travée musculaire dont il a été question, une lame connective qui occupe la place réservée aux vaisseaux dans les parties les plus externes du vestibule. Les vaisseaux sont en effet ici réduits à un seul capillaire large qui suit exactement le parcours des cloisons intervestibulaires et forme en s'anastomosant avec ses similaires un magnifique réseau vasculaire formé par un seul capillaire de grande taille et qui reproduit exactement le dessin des réticulum formés à la face interne de la parabronche.

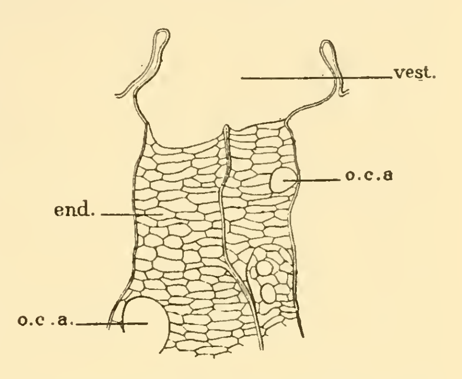


Fig. XII. — Endothélium des capillaires aériens chez le Pigeon *Columba livia dom.* (L.), imprégnation au nitrate d'argent. Gr. = 1 × 320. — *end.*, endothélium ; *O. c. a.*, orifices des capillaires aériens, ; *vest.*, vestibule.

A partir du point où l'on voit apparaître dans la paroi des vestibules les orifices des capillaires aériens dont il a été parlé plus haut, le parenchyme pulmonaire prend une structure réticulée tout à fait caractéristique et à la place d'une surface respiratoire continue comme l'est celle de la partie interne des vestibules, on ne trouve plus qu'un véritable treillis de travées anastomosées et séparées les unes des autres par la lumière des capillaires aériens (fig. 11).

Les capillaires aériens naissent de toute la partie externe des vestibules aussi bien sur leur paroi que sur leur fond, du reste difficile à limiter exactement à cause de l'arrangement compliqué des capillaires aériens. Quoi qu'il en soit, on distingue toujours dans les points favorables un certain nombre de capillaires aériens qui s'ouvrent directement dans le vestibule dont

ils continuent la direction. Mais, contrairement aux vestibules qui sont séparés les uns des autres dans leur portion la plus interne, les capillaires aériens ne sont point isolés les uns des autres par des cloisons d'une certaine étendue : ils communiquent latéralement entre eux un grand nombre de fois ; par suite, les cloisons qui les séparent prennent elles-mêmes la forme de travées cylindriques minces ou, plus exactement, celles de mailles d'un réseau arrondi. à peu près toutes égales entre elles, si bien que l'ancien schéma de RAINEY (1849), représentant le parenchyme pulmonaire sous la forme d'un réseau spongieux, est plus exact que celui de F. E. SCHULZE (1871), le figurant comme des tubes radiés subdivisés en tubes secondaires, mais tous terminés en cul-de-sac. Cette forme en cul-de-sac ramifié qui pourrait répondre à la structure du parenchyme pulmonaire d'un embryon presque à terme, n'est plus celle du poumon achevé qui, au contraire, ne présente plus qu'un réticulum de tubes communiquant tous entre eux et ne se terminant nulle part en cul-de-sac. Il y a deux manières bien différentes de se comporter pour les capillaires aériens. Tantôt ils se limitent strictement au territoire d'une seule parabronche, et anastomosés entre eux dans toute l'étendue de la colonne parenchymateuse qui accompagne chaque parabronche, ils ne sortent point de cette dernière. G. FISCHER (1905) attribue ce type aux Oiseaux mauvais voiliers, tels que le Poulet. Dans ce cas les limites du parenchyme de chaque parabronche sont très nettement indiquées sur les coupes par une lame continue de tissu conjonctif (*l. p. b.* fig. 11) décrivant un polygone hexagonal autour de chaque parabronche. Çà et là aux angles de ce polygone, on observe un épaississement de tissu conjonctif renfermant côte à côte un rameau de l'artère et de la veine pulmonaires. Ces cloisons fibreuses interparabronchiques se voient très aisément sur les préparations traitées par les colorants spécifiques du tissu conjonctif (méthodes de Van Gieson et de Curtis).

Dans d'autres cas (Oiseaux bons voiliers, G. FISCHER 1905,)

il s'établit des communications entre les capillaires aériens des parabronches voisines. Le tissu conjonctif interparabronchique est alors fort réduit et ne se rencontre plus qu'au voisinage des troncs vasculaires. Quoi qu'il en soit, la constitution fondamentale du parenchyme reste la même, il est partout formé de minces travées entre lesquelles l'air circule.

La constitution histologique de ces travées mérite d'attirer l'attention. Elles sont formées exclusivement par des vaisseaux sanguins et par l'épithélium qui les revêt. Peut-être existe-t-il entre les vaisseaux et l'épithélium une très mince lame amorphe de la nature des vitrées, cela est même infiniment probable, mais je n'ai pu m'en assurer. Dans les travées les plus fines, il existe un seul capillaire sanguin lequel peut avoir du reste des dimensions un peu différentes suivant qu'il est pris au milieu même du réseau capillaire, c'est-à-dire à égale distance de l'artère et de la veine, ou bien qu'il est plus rapproché de la veine et forme un de ses troncs d'origine. C'est à ces différences qu'il faut attribuer la légère inégalité des mailles du réseau et l'on conçoit que l'épaisseur des travées varie naturellement avec celle des vaisseaux qu'elles sont destinées à conduire. La question du revêtement épithélial ou mieux endothélial des travées, a été très discutée et cela se comprend parce que la forme même de la surface qu'il recouvre se prête mal à sa recherche.

La présence d'un endothélium dans le parenchyme pulmonaire, bien que rendue très vraisemblable par tout ce que l'on sait de la structure des autres poumons, ne pouvait pas cependant être regardée comme démontrée pour le poumon des Oiseaux, ainsi que l'affirmait OPPEL (p. 328, 1905). Les anciens auteurs, comme RAINEY (1849), l'avaient nié, EBERTH (1863) considérait que les travées du parenchyme étaient nues ou recouvertes seulement par places de cellules plates, et plus tard F. E. SCHULZE (1871) parlait seulement d'un endothélium *vraisemblablement présent.*

D'autres auteurs, il est vrai, WILLIAMS (1859), SCHRÖDER

Van der Kolk (1860), avaient de bonne heure admis la présence d'un endothélium, mais sans en donner la démonstration. Elenz E. (1864) chercha par des injections au nitrate d'argent à mettre cet épithélium en évidence et put le démontrer sur les parois perforées des parabronches et sur l'embouchure des canaux qui en partent, mais il ne put pas le retrouver sur les voies aériennes les plus fines, et l'on comprend dès lors l'opinion de Max Baer qui en 1896 admettait que les capillaires sanguins étaient nus dans le parenchyme pulmonaire. Oppel (1905) admettait, comme il a été dit, la présence de cet épithélium sans que la démonstration en ait été faite et il n'a pas cherché lui-même à la donner. G. Fischer (1905) admet aussi cet épithélium sans en donner des figures ni indiquer qu'il ait fait des recherches spéciales pour le mettre en évidence.

Je me suis efforcé de rechercher l'épithélium des fines voies aériennes à l'aide des injections de nitrate d'argent, poussées par la trachée suivant le procédé indiqué dans les méthodes générales, et aussi à l'aide d'injections de la même substance poussées par l'artère pulmonaire, espérant ainsi imprégner l'endothélium des plus fins capillaires aériens. Comme il fallait s'y attendre, les injections ne réussissent pas toujours avec le même succès ; mais en combinant les résultats obtenus après les deux procédés différents (injections par la trachée ou par l'artère pulmonaire), on arrive sans peine à démontrer partout la présence de l'endothélium. Les injections poussées par la trachée remplissent rarement tout le parenchyme d'une parabronche et s'arrêtent le plus souvent un peu au delà des vestibules, ce qui explique les résultats obtenus par Elenz E. (1864). Ces injections décèlent la présence sur la paroi interne des vestibules d'une couche de cellules épithéliales plates en forme de losanges allongés, dont le grand axe est perpendiculaire à celui du vestibule (fig. XII). Ces cellules s'observent facilement jusque sur le commencement des capillaires aériens, mais faute de la pénétration plus profonde de l'injection,

elles ne peuvent être suivies à la surface de ces derniers. Les injections faites par l'artère pulmonaire viennent alors à l'appui des premières et montrent à la surface des capillaires aériens un revêtement continu de petites cellules endothéliales polyédriques irrégulières de forme et de dimensions, à cause de la différence de forme des surfaces qu'elles ont à recouvrir surfaces qui sont tantôt cylindriques sur les travées, tantôt à contours irréguliers à l'anastomose des travées. La figure XIII représente ces cellules dans le parenchyme pulmonaire du Pigeon. Leur forme polygonale, leur diamètre peu considérable, leur position très superficielle sur les travées montrent indubitablement qu'elles appartiennent bien à l'épithélium de revêtement de ces dernières. Un autre fait est encore en faveur de cette opinion, c'est que le plus souvent leurs bords coupent perpendiculairement l'axe de la travée qu'elles revêtent, par suite celui du vaisseau qui occupe cette travée, et qu'une semblable disposition ne s'observe jamais sur l'endothélium des capillaires sanguins dont les cellules sont allongées dans le sens du vaisseau et se terminent vers leurs extrémités par des pointes effilées dont les bords sont tout au plus obliques à l'axe du vaisseau lui-même. On ne voit pas sur ces préparations l'endothélium des capillaires sanguins et il ne faut point s'en étonner, car, étant donnée la brièveté des capillaires entre les anastomoses qui les réunissent, il est à peu près impossible de trouver une étendue suffisante de ces derniers pour que le dessin endothélial de leurs parois soit reconnaissable. Il se peut aussi que, dans ces capillaires, la paroi ne soit point divisée en cellules endothéliales, et à ce sujet on peut remarquer que les lames capillaires parallèles observées dans la paroi dépour-

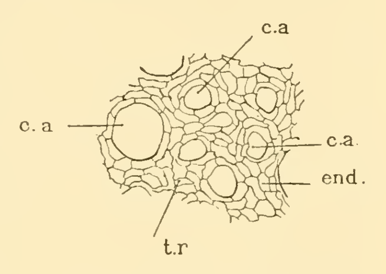


Fig. XIII. — Endothélium de revêtement des travées chez le Pigeon, *Columba livia dom* (L.). Imprégnation au nitrate d'argent. Gr. = 1 × 320. — *c. a.*, capillaires aériens ; *end.*, endothélium ; *tr.*, travée.

vue de parenchyme des hémiparabronches ne montrent point de divisions endothéliales.

Il faut revenir encore sur la constitution du réseau formé par les capillaires aériens pour réfuter certaines opinions émises sur sa fine structure. RAINEY (1849), le premier, a bien compris la nature du parenchyme lorsqu'il le représente sous la forme d'un réseau continu à mailles sensiblement égales, mais il a eu le tort, me semble-t-il, de désigner ces mailles par le nom de « cellules aériennes ». Le mot « cellule » indique toujours une cavité et de plus, lorsqu'il s'agit du poumon, il a été pris souvent dans le sens d'« alvéole »; c'est-à-dire une petite niche creusée dans une paroi quelconque et ouverte d'un seul côté. Or jamais on ne rencontre rien de pareil chez les Oiseaux ; jamais il n'y a d'alvéole à proprement parler, parce qu'il n'y a jamais de surface pulmonaire, en entendant par surface une étendue de quelque importance formant une paroi plane ou légèrement courbe, mais en somme appartenant à un plan déterminé. Tout le parenchyme pulmonaire des Oiseaux est disposé en travées, c'est-à-dire en minces cylindres anastomosés entre eux, formant un réseau à travers lequel l'air circule, enveloppant de toute part chaque travée qui se trouve totalement plongée dans le fluide respiratoire. C'est pourquoi la figure de RAINEY, toute imparfaite et schématique qu'elle soit, représente d'une façon plus exacte le parenchyme pulmonaire que celle de F. E. SCHULZE (1871). Dans cette dernière, en effet, on voit encore, bien que d'une manière moins marquée que chez les Mammifères, les canalicules aériens partis des vestibules se terminer par des extrémités closes et présenter sur leur surface des bosselures rappelant un peu les alvéoles. Toute la différence entre le poumon des Oiseaux et celui des Mammifères semblerait alors résider en ce fait que les infundibula, au lieu d'être appendus à une grappe de bronchioles seraient tout simplement concentrés tout autour de la lumière de chaque parabronche. Rien dans cette figure ne met en lumière les communications si

fréquentes et si multiples des capillaires aériens, pas plus qu'il n'est question dans l'article de SCHULZE des grandes communications si répétées entre les rameaux bronchiques plus grossiers. L'idée de retrouver des alvéoles dans le parenchyme pulmonaire des Oiseaux était tellement arrêtée qu'on la rencontre encore dans un travail récent de SUPINO (1899). Il faut absolument renoncer à cette manière de voir, comme le montrera encore avec plus d'évidence l'étude des capillaires de l'hématose dont la disposition est tout à fait différente de celle des mêmes vaisseaux, là où il existe vraiment des alvéoles. Les figures de G. FISCHER (1905) permettent du reste de bien saisir la disposition fondamentale du parenchyme et elles ne représentent jamais d'alvéoles, mais simplement un réseau continu, à mailles égales, s'étendant dans tout le domaine d'une parabronche ou même passant dans celui d'une parabronche voisine. L'irrégularité des travées de ce réseau n'est troublée que çà et là par la présence de vaisseaux artériels ou veineux représentant les terminaisons des artères ou les origines des veines pulmonaires, et qui déterminent par leur présence l'apparition de travées plus volumineuses contrastant avec les fins réticulum voisins.

CAPILLAIRES SANGUINS. — L'injection du poumon par une masse de gélatine est difficile à réussir pour plusieurs raisons. D'abord la friabilité des capillaires est très grande et par suite la masse s'épanche souvent dans les capillaires aériens. Ensuite, le poumon des Oiseaux est toujours très gorgé de sang, même après la saignée préalable recommandée plus haut, et les globules qui occupent les vaisseaux s'opposent souvent au passage de l'injection en même temps qu'ils favorisent les ruptures. Il est donc difficile d'obtenir de bonnes préparations, d'autant plus que la rétraction de la masse de gélatine causée par le durcissement à l'alcool qui suit l'injection déforme les capillaires et rend plus difficile l'interprétation des figures. On peut cependant arriver à suivre la distribution des vaisseaux sanguins et voir qu'elle calque rigoureusement,

comme l'a déjà montré G. Fischer (1905), dans ses figures, la distribution des travées interposées aux capillaires aériens. Chaque travée est en effet parcourue par un vaisseau capillaire unique dans la plupart des cas, double peut-être dans les travée un peu plus grosses, et ce capillaire est entouré de tous côtés par l'air qui circule dans les capillaires aériens ; réseau sanguin et réseau aérien sont étroitement entrelacés et enchevêtrés l'un dans l'autre. Max Baer (1896) a déjà insisté sur cette différence entre le réseau de l'hématose chez les Oiseaux et les Mammifères. Il a fait remarquer que les capillaires sanguins, qu'il croyait à tort nus, sont entourés un à un et de tous côtés par le fluide aérien, tandis que dans la plus grande partie des alvéoles pulmonaires et sauf dans les endroits où deux alvéoles accolées n'ont qu'un seul réseau capillaire commun, l'air ne baigne qu'un côté des capillaires. Mais il faut insister davantage encore sur l'opposition qui existe entre les deux structures, car la forme réticulée du réseau capillaire des Oiseaux et sa disposition en un réticulum continu dans les trois directions de l'espace et plongé dans l'air qui entoure individuellement chacune de ses mailles, est absolument caractéristique des Oiseaux et d'eux seuls. Partout ailleurs le réseau respiratoire est disposé en surface, sous la forme de mailles arrondies extrêmement régulières, étalées sur un seul plan et abordées par l'air d'un seul côté. Ici au contraire le réseau n'est plus disposé en surface mais en profondeur et se développe dans les trois directions de l'espace avec les mêmes caractères, toujours en contact de toutes parts avec l'air qui le pénètre de tous les côtés. Naturellement aussi ce réseau reproduit la forme des mailles dans lesquelles il circule ; il est donc plus régulier dans la partie externe des parabronches, plus irrégulier au contraire autour des vestibules qu'il entoure de mailles allongées transversalement à peu près de la même façon que les cellules épithéliales qui les revêtent. Ce réseau vasculaire a été plus exactement figuré par Schulze (1871) que le parenchyme lui-même et sa figure pourrait encore servir si elle n'était

accolée à celle du parenchyme à laquelle elle n'est certainement pas superposable ce qui la rend à peu près incompréhensible, ou plutôt ce qui ne permet point de voir sur elle les caractères distinctifs dont nous avons longuement parlé.

On a signalé à différentes reprises chez les Mammifères des pores alvéolaires qui, criblant la paroi des alvéoles, la transforment en un treillis de capillaires anastomosés et les travaux récents de MARCHAND (**1911**) montrent que ces trous sont des formations normales chez les Mammifères. Il semble donc, dans ce cas, que le réseau vasculaire de l'hématose est disposé comme chez les Oiseaux en un véritable treillis dont les fils sont entourés par l'air de toute part ; mais cette disposition grillagée ne doit pas faire perdre de vue la différence capitale qui existe entre les poumons dans les deux classes. En effet le treillis vasculaire du poumon des Mammifères est toujours disposé dans un seul plan, celui de la paroi alvéolaire dans laquelle il a été secondairement produit par résorption de certaines parties de cette paroi, tandis que chez les Oiseaux, ce treillis s'étend dans les trois directions de l'espace en remplissant toute l'étendue comprise entre les vestibules et les limites extrêmes de chaque territoire parabronchique.

La disposition particulière du réseau vasculaire chez les Oiseaux paraît en rapport avec la perméabilité à l'air de cet organe dans tous les sens, c'est-à-dire avec ce fait que l'air peut arriver au poumon aussi bien par son hile (trachée) que par sa périphérie (bronches récurrentes). La communication des circuits intrapulmonaires de CAMPANA et la disposition que nous avons signalée des bronches récurrentes montrent la possibilité de cette double pénétration de l'air par les voies aériennes principales. Il n'est pas douteux qu'elle peut se faire aussi bien dans l'étendue des capillaires aériens, et que l'un d'entre eux peut recevoir de l'air tantôt par le vestibule auquel il est directement rattaché, tantôt par sa partie profonde en relation avec les autres capillaires d'une parabronche voisine dans le cas des Oiseaux bons voiliers.

CHAPITRE VI

ANATOMIE COMPARÉE

On manque presque totalement de données sur l'anatomie comparée du poumon.

Les auteurs qui ont étudié l'appareil respiratoire ont signalé à diverses reprises les différences que présentent les sacs aériens dans les différentes espèces. On trouve déjà à cet égard des renseignements importants dans le travail de Natalis Guillot (**1846**) et il existe dans la thèse de Roché (**1891**) des données encore plus nombreuses que nous pourrons utiliser en partie, notamment pour ce qui regarde les rapports des sacs diaphragmatiques avec la face ventrale du poumon, rapports qui varient dans de grandes limites et dont les variations sont étroitement liées à la structure pulmonaire. Mais sur la structure proprement dite du poumon, on ne trouve pas dans la bibliographie des renseignements permettant d'établir une étude comparative. Parmi les auteurs qui ont étudié cette structure, deux des meilleurs, Sappey (**1847**) et Campana (**1875**), se sont limités strictement à une seule espèce. G. Fischer (**1905**) a examiné, il est vrai, un assez grand nombre d'espèces et a représenté les moulages des poumons de vingt-neuf espèces d'Oiseaux, mais l'abondance de ses figures ne doit pas faire illusion sur la valeur des résultats qu'il a obtenus et qui est assez peu considérable. En effet, les moulages qu'il représente et qui ont été obtenus pour la plupart à l'aide de la photoxyline sont, quand on les examine d'un peu près, très défectueux ; beaucoup sont criblés de vacuoles qui défigurent le dessin des bronches superficielles, d'autres montrent une confluence de la masse à injection de plusieurs bronches voisines, enfin la plupart de ses figures se rapportent à la face costale du poumon qui au point de vue de la structure est la

moins importante parce qu'elle ne donne point naissance aux sacs aériens dont le mode d'insertion sur le poumon varie beaucoup et constitue l'un des traits les plus importants de la structure comparée de cet organe. D'autre part sur les trois figures de la face ventrale du poumon représentées par G. Fischer, les orifices des sacs aériens ne sont point indiqués, si bien que toutes ses figures ne peuvent servir qu'à représenter la disposition des bronches dorsales et leurs principales ramifications superficielles.

L'anatomie comparée des poumons des Oiseaux se heurte à un certain nombre de difficultés que les données antérieures sur la technique nécessitée par leur étude font suffisamment ressortir. Il faut absolument employer des moulages métalliques et des injections à l'alcool distendant l'appareil aérien. Or ces procédés sont coûteux et difficiles à appliquer, dans les espèces de très grande taille à cause des frais qu'elles entraînent, sur les espèces de très petite taille parce que les dissections sont très difficiles à cause de la délicatesse des parties ou que, après les injections métalliques, il est impossible de séparer les poumons des sacs aériens attachés à leur face ventrale. Aussi ne peut-on étudier cette face qui est pourtant, comme on le verra, celle dont la constitution varie le plus par le mode de distribution des sacs qui s'y attachent. Pour cette raison les résultats que je vais indiquer maintenant se rapportent seulement à un nombre limité d'espèces et n'ont aucunement la prétention de constituer une étude comparative du poumon des Oiseaux. Ils sont destinés simplement à montrer un certain nombre de dispositions particulières, faisant bien ressortir quelques-unes des différences susceptibles d'être présentées par le poumon et indiquant très nettement que la structure du poumon du Poulet n'est point du tout le type unique de cet organe, mais que ce dernier peut présenter des formes assez différentes dans le détail tout en conservant les caractères fondamentaux qui font de ce poumon un organe si spécial dans la série pulmonaire.

Forme du poumon. — Nous avons déjà signalé (p. 231) les variations que pouvait présenter la pente craniale dans son développement et son inclinaison et nous faisions remarquer à ce propos comment cette pente, faiblement inclinée et bien développée chez le Poulet adulte, était par contre très inclinée et très courte chez le Poulet à l'éclosion et chez certaines espèces. Ces variations sont nécessairement en rapport avec la forme générale du poumon qui peut se rapprocher soit d'un triangle dont le sommet serait représenté par l'extrémité craniale, les côtés par le bord latéral et par la face médiale, la base par le bord caudal, soit d'un parallélipipède rectangle court. J'ai essayé d'indiquer ces variations de forme en établissant d'après mes moulages métalliques les rapports de la longueur à la largeur maxima du poumon. Il est à remarquer tout d'abord que ce rapport est toujours supérieur à 1, c'est-à-dire que le poumon est toujours plus long que large, et ce rapport varie beaucoup soit dans le développement individuel à ses différentes périodes, soit à l'état adulte dans les différentes espèces.

Chez le petit Poulet à l'éclosion (fig. 12 *a*), la pente craniale est très courte, le poumon est par ce fait coupé carrément à son sommet. Plus tard la pente craniale s'allonge et le poumon prend sa forme définitive (fig. 14 *a*). Ainsi le rapport de la longueur à la largeur est de 1,11 à l'éclosion — 1,13 chez le Poulet de deux jours — 1,50 à quinze jours — 1,60 chez un jeune adulte, tandis que chez les individus âgés il atteint 1,83. Comme on le voit, l'augmentation est considérable puisqu'elle dépasse le 7/20 de la longueur totale. Si maintenant on examine l'adulte des différentes espèces étudiées, on trouve des poumons courts, de forme plus ou moins quadrilatérale comme celui du Poulet nouveau né, par exemple ceux de la Chevêche *Noctua minor* (Briss) 1,19, du Geai *Garrulus glandarius* (L.) 1,25, de la Mouette rieuse *Larus ridibundus* (L.), du Goéland *L. fuscus* (L.) et *L. argentatus* (L.) 1,23 à 1,25, du Traquet-Motteux *Saxicola œnanthe* (L.) 1,27, du Martinet *Cypselus apus* (L.) 1,37, de la

Perruche à collier *Palaeornis torquata* 1,45, du Bruant *Emberiza cirius* (L.) 1,45. Viennent ensuite les poumons ayant à peu près les mêmes proportions que dans le Poulet jeune adulte ; ce sont le Verdier *Ligurinus chloris* (L.) 1,52, le Moineau *Passer domesticus* (L.) 1,61, le Pigeon *Columba livia dom.* (L.) 1,61, la Gallinule *Gallinula chloropus* (L.) 1,72. Le Canard se distingue par un allongement de son poumon tout à fait remarquable. Son indice dépasse de beaucoup les plus grands observés jusqu'ici : il est de 2,10 chez le Canard domestique. Le Canard sauvage *Anas boschas* (L) a, il est vrai, un poumon beaucoup plus court, 1,84. La Sarcelle *Querquedula angustirostris* (Menet), a un indice intermédiaire entre les deux précédents et qui est de 1,91.

Bronches. — La disposition des bronches chez les différents Oiseaux qui nous avons observés, rappelle dans ses traits principaux celle qui a été décrite chez le Poulet. La face ventrale est toujours pourvue de gros troncs entobronchiques au nombre de quatre, la surface dorsale présente des ectobronches au nombre de six environ et qui se distinguent plus ou moins nettement suivant la différence qu'il y a entre leur calibre et celui de leurs rameaux immédiats. Plus ces derniers sont fins, plus les ectobronches contrastent avec eux par leur taille et sont facilement distinguées.

Dans les poumons du type court, comme dans le Geai, la Chevêche, les ectobronches caudales l'emportent en diamètre sur les craniales. C'est le contraire pour les types allongés, comme le Canard où les ectobronches craniales sont très fortes.

Il serait avantageux pour les descriptions comparatives de pouvoir donner un nom propre à chacune des grosses bronches pulmonaires, entobronches et ectobronches. G. Fischer (1905) a fait dans ce sens une tentative qui aurait pu être heureuse, mais qui ne peut pas être suivie comme nous l'avons fait remarquer p. 259. Il est en effet impossible d'admettre la nomenclature proposée par cet auteur puisqu'elle repose sur une détermination inexacte des rapports des sacs interclaviculaire et

diaphragmatique antérieur avec l'arbre bronchique, et que le procédé choisi pour dénommer les bronches n'est pas applicable au point de vue comparatif parce qu'un même sac, le sac interclaviculaire en particulier, ne se rattache pas toujours à la même entobronche et peut naître chez le Canard, par exemple, sur la première ; tandis qu'il se rattache plus habituellement à la troisième. C'est pourquoi nous avons cru devoir garder la nomenclature exposée au début (p. 254) et qui a l'avantage de ne pas donner le même nom à des formations différentes.

Rapports de la face ventrale avec les sacs aériens.

La face ventrale du poumon et les orifices des sacs aériens que l'on y observe sont un des points les plus variables de la structure du poumon, tant par le nombre et par la position des orifices des sacs, que par l'étendue de chacun de ces derniers en rapport avec cette face pulmonaire.

J'ai représenté schématiquement dans les figures XIV à XVIII la face ventrale des poumons de différents oiseaux qui peuvent être pris comme types. L'étendue de chaque sac en rapport avec la face ventrale du poumon est limitée sur cette dernière par des contours pleins et l'on voit à la première inspection combien cette étendue varie dans les différents cas. Le sac le plus cranial est le sac cervical, les autres le suivent régulièrement et sont en allant d'avant en arrière, le sac interclaviculaire, les sacs diaphragmatiques antérieur et postérieur, enfin le sac abdominal. Dans le territoire réservé à chaque sac sur la face ventrale du poumon se voient ses orifices direct et récurrents tantôt bien séparés tantôt rapprochés les uns des autres.

D'après mes recherches, portant sur vingt-quatre espèces appartenant à sept ordres différents, on peut distinguer tout d'abord deux types principaux, suivant que le sac interclaviculaire naît sur la troisième entobronche par un tronc qui lui est

commun avec le sac diaphragmatique antérieur, ou bien qu'il prend son origine d'une manière indépendante, sur la première entobronche.

Type I. — Ce type est caractérisé par la communication du sac diaphragmatique antérieur et du sac interclaviculaire, communication qui résulte de la naissance du sac interclaviculaire sur la troisième entobronche par un canal commun avec le sac diaphragmatique antérieur. Cette disposition du sac interclaviculaire, qui s'observe dans le plus grand nombre des cas (dix-neuf espèces sur vingt-deux) est celle qui a été décrite précédemment chez le Poulet. La structure présentée par cet animal constitue un type moyen auquel il est facile de ramener les autres par le défaut ou l'absence d'un orifice ou par le dédoublement d'un autre orifice.

A **Type moyen.** — Ce type caractérisé par la présence de sept orifices a été observé dans des espèces appartenant à des groupes très différents : *Gallus domesticus* (L.), *Perdix rubra* (Brisson), *Coturnix communis* (Bonnaterre) Galliformes, *Gallinula chloropus* (L.) Gruiforme, *Noctua minor* (Briss.) *Strix flammea* (L.) Coraciiformes.

Chez le Poulet les orifices des sacs aériens sont au nombre de sept comme l'avait déjà montré Campana (**1875**). Mais les données de cet auteur ont été, comme nous l'avons dit, absolument oubliées, car on ne décrit en général que cinq orifices. Roché admet comme typique le nombre cinq « bien que ce nombre cinq, dit-il, ne soit pas absolument constant et puisse être dépassé, un réservoir ayant quelquefois deux orifices pulmonaires » (**1891**, p. 25). Pour ma part, j'ai toujours trouvé six orifices chez les Oiseaux qui en ont le moins, et j'en ai constamment rencontré sept chez le Poulet, où ils sont disposés de la manière suivante : (fig. XIV et fig. 14 *a*).

1° un orifice cervical, orifice direct du sac cervical *O. c.*, inséré sur le rameau cranial de la première entobronche. Cet orifice est unique pour le territoire pulmonaire occupé par le sac cervical ;

2° deux orifices pour le sac interclaviculaire. L'orifice direct

est placé en dedans de la bronche extra-pulmonaire et répond à l'ouverture du canal interclaviculaire né sur la troisième entobronche. L'orifice récurrent *R. i.* est placé sur le bord latéral, immédiatement en avant de la cloison qui sépare le sac interclaviculaire du sac diaphragmatique antérieur. C'est un orifice polybronchique simple, comme l'indique Campana : il a été bien figuré par la plupart des auteurs ;

3° deux orifices pour le sac diaphragmatique antérieur. L'orifice direct *O. d. a.* qui naît sur la troisième entobronche, est placé en dedans de la bronche externe au voisinage de la veine pulmonaire. Cet orifice est toujours signalé par les auteurs. L'orifice récurrent *R. d. a.* est placé sur le bord latéral, immédiatement en arrière de la cloison séparant le sac diaphragmatique antérieur du sac interclaviculaire et à peu de distance de l'orifice récurrent de ce dernier. Cet orifice est aussi polybronchique simple. Il n'a pas été aperçu par Roché (**1891**, p. 25) qui l'a sans doute confondu avec celui du sac interclaviculaire ;

4° l'orifice du sac diaphragmatique postérieur. Il est très développé et placé sur le bord latéral du poumon au voisinage de son extrémité caudale. Elliptique comme on l'a vu, il donne accès dans un grand nombre de bronches: l'une d'entre elles, plus volumineuse, est formée par le gros tronc latéral *C. d. p.* né sur la mésobronche et qui continue l'orifice direct de ce sac *O. d. p.* Les autres *R. d. p.* plus petits, l'entourent de toute part et appartiennent aux bronches récurrentes. Cet orifice, du type polybronchique, est polybronchique mixte, contrairement à ce que croyait Campana, puisqu'il est en rapport évident avec une voie directe d'accès de l'air ;

5° l'orifice du sac abdominal. Il est très développé et appartient au groupe des polybronchiques mixtes. Il reçoit la terminaison de la mésobronche comme canal direct *O. ab.* et émet autour de lui un certain nombre de bronches récurrentes *R. ab.*

Les sacs aériens présentent d'autre part avec la face ventrale les rapports suivants (fig. XIV).

Toute la pente craniale n'est en rapport qu'avec deux sacs : le cervical et l'interclaviculaire. Le sac cervical répond à l'extrémité craniale du poumon et à la partie médiale de la pente

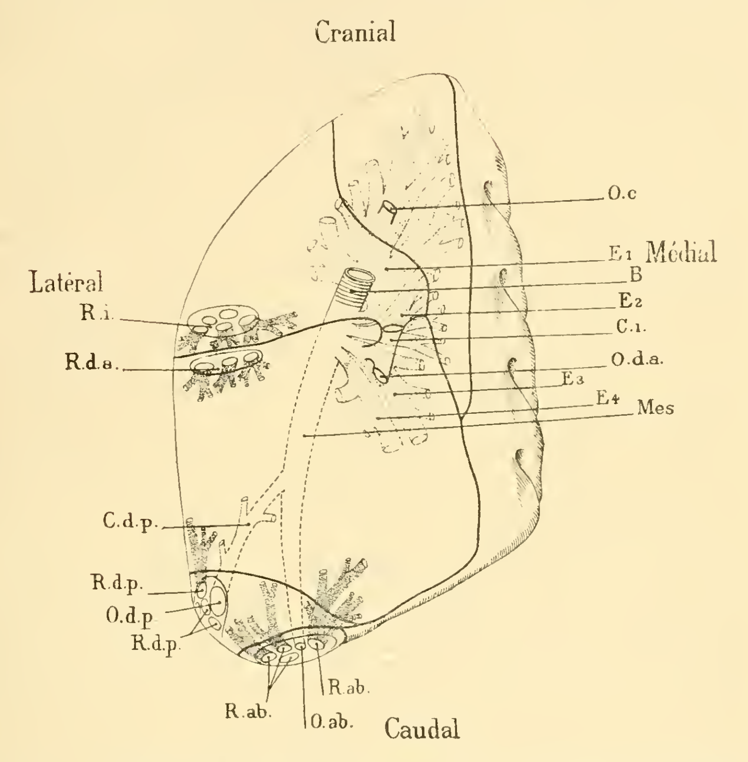


Fig. XIV. — Schéma montrant les rapports des sacs aériens et de leurs orifices avec la face ventrale du poumon chez le Poulet. Gr. = 1 × 1, 5. — *B*, bronche extra-pulmonaire ; *O. d. p.*, canal direct du sac diaphragmatique postérieur ; *C. i.*, canal du sac interclaviculaire ; E_1, E_2, E_3, E_4, première, deuxième, troisième et quatrième entobronches ; *Mes*, mésobronche ; *O. ab.*, orifice direct du sac abdominal ; *O. c.*, orifice direct du sac cervical ; *O. d. a.*, orifice direct du sac diaphragmatique antérieur ; *C. d. p.*, orifice direct du sac diaphragmatique postérieur ; *R. ab.*, orifices récurrents du sac abdominal ; *R. d. a.*, orifice récurrent du sac diaphragmatique antérieur ; *R. d. p.*, orifices récurrents du sac diphragmatique postérieur ; *R. i.*, orifice récurrent du sac interclaviculaire.

craniale. Il s'étend aussi un peu en arrière sur la partie médiale de la pente caudale comme on l'a vu plus haut. Le sac interclaviculaire occupe la moitié latérale de la pente craniale en dehors du sac cervical. Il est limité en arrière par la lame résultant de l'accolement de sa paroi caudale avec la paroi craniale

du sac diaphragmatique antérieur, lame qui s'insère sur la crête séparant les deux pentes du poumon. Le sac diaphragmatique antérieur est en rapport avec la plus grande partie de la pente caudale qu'il recouvre sur toute son étendue, sauf un petit espace situé du côté médial et qui est occupé par le prolongement caudal du sac cervical, et un petit espace triangulaire situé vers l'extrémité caudale et à l'extrémité latérale de cette pente : cet espace est occupé par le sac diaphragmatique postérieur. Cette grande extension du sac diaphragmatique antérieur est très particulière et ne se présente avec de telles proportions chez aucun des animaux que nous avons étudiés, sauf chez la Perdrix rouge *Perdix rubra* (Brisson) et la Caille *Coturnix communis* (Bonnaterre). Roché a signalé (**1891**, p. 69) le grand développement des sacs diaphragmatiques antérieurs chez certains Gallinacés (Faisan), mais, d'après le même auteur, il est d'autres Gallinacés où les deux sacs diaphragmatiques sont moins différents l'un de l'autre, et où le sac diaphragmatique postérieur couvre aussi une certaine partie de la pente caudale. J'ai observé le même fait sur certaines espèces appartenant au type moyen, par exemple chez la Gallinule *Gallinula chloropus* (L.), la Chevêche *Noctua minor* (Briss.), l'Effraye *Strix flammea* (L.) où les deux sacs diaphragmatiques se partagent presque également le revêtement de la pente caudale (fig. 16). Le sac abdominal n'est, à proprement parler, pas en rapport avec la face ventrale dont il est séparé par une arcade saillante suivant le bord caudal de cette face. Il n'est en rapport qu'avec le bord caudal et seulement dans la partie de ce dernier qui confine avec le territoire du sac diaphragmatique postérieur.

B. **Type réduit.** — Ce type, que nous avons rencontré chez des Animaux appartenant à des ordres différents : Charadriiformes (Pigeon), Cuculiformes (Perruches) est caractérisé par l'absence de bronches récurrentes dans le sac interclaviculaire. A côté de ce fait essentiel, la description plus détaillée du Pigeon permet de bien caractériser ce type (fig. xv, et 17, 18, 20 *a*).

Les orifices des sacs aériens présentent la disposition suivante :

1° l'orifice du sac cervical, unique, n'offre rien de spécial ;

2° l'orifice du sac interclaviculaire est unique ; il est représenté par l'orifice du canal interclaviculaire *C. i.* analogue à celui du Poulet, et né comme chez ce dernier sur le conduit direct du sac diaphragmatique antérieur près de son insertion sur la troisième entobronche. Cet orifice est placé en dedans de la bronche extra-pulmonaire. Il n'y a pas d'orifice récurrent ;

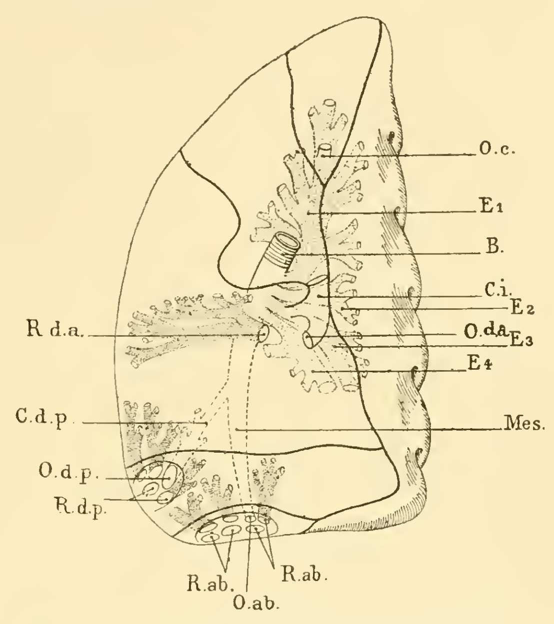


Fig. XV. — Schéma montrant les rapports des sacs aériens et de leurs orifices avec la face ventrale du poumon chez le Pigeon *Columba livia dom* (L.) Gr.=1 × 2,5. — *B.*, bronche extra-pulmonaire ; *C.d.p.*, canal direct du sac diaphragmatique postérieur ; *C.i.*, canal du sac interclaviculaire ; E_1, E_2, E_3, E_4, première, deuxième, troisième et quatrième entobronches ; *Mes.*, mésobronche ; *O.ab.*, orifice direct du sac abdominal ; *O.e.*, orifice direct du sac cervical; *O.d.p.*, orifice direct du sac diaphragmatique postérieur ; *R.ab.*, orifices récurrents du sac abdominal; *R.d.a.*, orifice récurrent du sac diaphragmatique antérieur ; *R.d.p.*, orifices récurrents du sac diaphragmatique postérieur.

3° le sac diaphragmatique antérieur examiné sur le frais, paraît posséder un seul orifice, placé en dedans de la bronche extra-pulmonaire et répondant à l'orifice figuré par Vogt et Yung (1894, fig. 36, p. 815). Mais en examinant d'un peu près cet orifice on voit que le cercle qui l'entoure n'est en quelque sorte qu'un cadre commun pour deux trous parfaitement distincts dont l'un placé sur le prolongement du conduit direct est situé du côté médial *O. d. a.* tandis que l'autre, placé latéralement, conduit dans une bronche transversale se dirigeant

vers le côté latéral, parallèlement au rameau transverse de la quatrième entobronche, et qui ne tarde pas à se ramifier en parabronches (*R. d.a*, fig. xv). Placée immédiatement sous le diaphragme ornithique cette bronche n'est point saillante sur les pièces simplement fixées à l'alcool, mais sur les moulages métalliques elle fait saillie à la face ventrale du diaphragme qu'elle repousse au-devant d'elle et son mode de distribution, aussi bien que sa diminution de calibre à partir de son origine, indiquent clairement que c'est une bronche récurrente (voir en particulier fig. 17). Nous trouverons du reste une bronche récurrente de même forme, mais plus étroitement dépendante du canal direct du sac diaphragmatique antérieur chez le Canard. Les moulages : figures 17, 18, 20 *a* représentent assez nettement cette disposition pour en permettre une étude plus complète. Dans la figure 17, cette bronche est encore réunie au moulage du sac diaphragmatique antérieur qui a été enlevé en partie à la scie. Dans la figure xv, les deux orifices direct et récurrent sont un peu trop écartés l'un de l'autre ; je n'ai pas pu les représenter autrement, pour la clarté du dessin, s'il m'avait été possible d'indiquer sur un semblable schéma les reliefs, je les aurais placés tous les deux aux extrémités du diamètre d'un cercle légèrement déprimé représentant l'orifice unique décrit par les auteurs ;

4° l'orifice du sac diaphragmatique postérieur est voisin du bord caudal du poumon dont il est cependant un peu moins rapproché que chez le Poulet, à cause de la plus grande étendue du sac diaphragmatique postérieur en rapport avec la face ventrale du poumon ; il appartient au type polybronchique mixte. Son canal direct *C. d. p.*, né sur la mésobronche, s'élargit distalement comme on peut s'en rendre compte sur certains moulages où ce canal étant très superficiel, il est aisé d'en suivre le trajet ;

5° l'orifice du sac abdominal est un orifice polybronchique mixte il ne présente rien de spécial. Les bronches récurrentes du sac abdominal *R. ab*, sont très faciles à suivre sur les moulages. La figure 20 *b* en particulier le montre venant du

bord caudal du poumon pour s'étaler et s'anastomoser sur la face dorsale avec les circuits latéro-caudaux.

Le territoire des sacs en rapport avec la face ventrale offre une disposition intermédiaire entre celle du Poulet et celle du Canard, en ce sens que le sac diaphragmatique antérieur occupe une plus grande étendue de la pente caudale que chez le Canard, mais recouvre moins complètement cette face que chez la Poule : le sac diaphragmatique postérieur s'étale sur le tiers caudal de la face ventrale dans toute son étendue transversale, comme le montrent encore certains moulages (fig. 18) où la crête transversale qui divise en deux la pente caudale répond à la cloison séparatrice des deux sacs diaphragmatiques.

La Perruche à collier *Palaeornis torquata* et la Perruche ondulée *Melopsittacus undulatus* (Shaw.) présentent la même structure (fig. 21 *a*, 22 *a*).

C. **Type augmenté**. — Il y a plus de sept orifices. Dans ce cas, observé chez onze espèces et par conséquent dans la moitié de celles que j'ai étudiées, l'augmentation du nombre des orifices est variable et nous distinguerons deux cas.

a La structure ne diffère de celle observée chez le Poulet que parce que le sac diaphragmatique postérieur occupe une grande partie de la face ventrale du poumon en arrière de la traché (fig. XVI), et que l'orifice (polybronchique mixte) qu'il présente chez le Poulet est ici dédoublé en deux orifices distincts, l'un pour le canal direct placé plus médialement, l'autre pour les bronches récurrentes qui sont situées tout à fait latéralement, empiétant même sur la face dorsale du poumon. Cette disposition a été rencontrée chez le Geai *Garrulus glandarius* (L.), le Moineau, *Passer domesticus* (Brisson), le Bruant *Emberiza cirius* (L.) le Verdier *Ligurinus chloris* (L.), le Pinson *Fringilla caelebs* (L.) le Traquet-Motteux, *Saxicola œnanthe* (L.) (Passeriformes) le Martinet *Cypselus apus* (L.) (Coraciiforme), la Cresserelle *Falco tinunculus* (L.) (Falconiforme). Nous donnerons pour ce cas la description du Geai. Les orifices des sacs aériens présentent

chez cet oiseau la disposition suivante : (fig. XVI et 23 *a*).

1° l'orifice cervical *O.c.* est unique et ne présente rien de spécial;

2° le sac interclaviculaire possède deux orifices très nets. L'orifice direct est à l'extrémité du canal interclaviculaire *C. i.* qui rattache ce sac à la troisième entobronche. Cet orifice est placé sur le bord interne de la bronche extra-pulmonaire. L'autre, récurrent, *R. i.*, polybronchique simple, est placé sur le bord latéral du poumon, immédiatement en avant de la cloison qui sépare le sac diaphragmatique antérieur du sac interclaviculaire ;

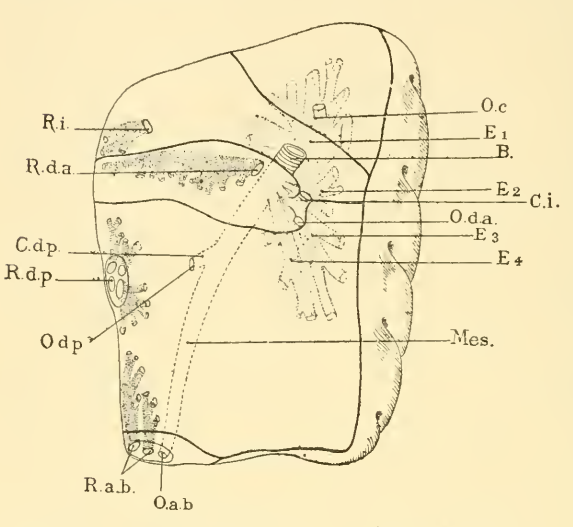


FIG. XVI. — Schéma montrant le rapport des sacs aériens et de leurs orifices avec la face ventrale du poumon chez le Geai, *Garrulus glandarius* (L.) Gr.=1 × 2,5. — *B.*, bronche extrapulmonaire ; *C.d.p.*, canal direct du sac diaphragmatique postérieur ; *C. i.* canal du sac interclaviculaire ; E_1, E_2, E_3, E_4, première, deuxième, troisième et quatrième entobronches ; *Mes.*, mésobronche ; *O.ab.*, orifice direct du sac abdominal ; *O.c.*, orifice direct du sac cervical. *O.d.a.*, orifice direct du sac diaphragmatique antérieur ; *O.d.p.*, orifice direct du sac diaphragmatique postérieur ; *R.ab.*, orifices récurrents du sac abdominal ; *R.d.a.*, orifice récurrent du sac diaphragmatique antérieur ; *R.d.p.*, orifices récurrents du sac diaphragmatique postérieur ; *R.i.*, orifice récurrent du sac interclaviculaire.

3° le sac diaphragmatique antérieur possède lui aussi deux orifices, l'un direct, rattaché à la troisième entobronche et situé comme toujours en dedans de la bronche extra-pulmonaire, *O. d. a.* ; l'autre, récurrent *R. d. a*, situé en dehors de cette bronche, donne accès dans une grosse bronche transversale placée sous le diaphragme ornithique et qui émet, surtout du côté caudal, une série de parabronches entrant dans la constitution du réseau de la pente caudale. Cette bronche répond indubitablement à celle décrite chez le Canard et le Pi-

geon. Mais elle a pris d'une manière beaucoup plus frappante le type récurrent. Son orifice est du type monobronchique simple ;

4° le sac diaphragmatique postérieur contrairement à ce qui a été vu jusqu'ici possède deux orifices : un orifice direct *O. d. p.* monobronchique simple et un orifice récurrent polybronchique simple. Le premier est formé par le canal direct *C. d. p.* né sur la mésobronche comme chez les autres Oiseaux. Mais ce canal au lieu de se prolonger sous la forme d'un long tube évasé à son sommet venant s'ouvrir au voisinage des bronches récurrentes, est court, également calibré sur tout son trajet, et s'ouvre à la surface ventrale, très peu en dehors d'une ligne verticale menée par le milieu du poumon, et à une grande distance de l'orifice des bronches récurrentes lequel est toujours placé sur le bord latéral même du poumon. Cet orifice des bronches récurrentes *R. d. p.* appartient au type poylbronchique simple. Sur les moulages métalliques il est remplacé par un gros conduit large et court, rattaché au sac diaphragmatique postérieur, et d'où l'on voit s'échapper un bouquet de bronches récurrentes passant en partie sur la face dorsale. Cette disposition qui n'est plus apparente sur la figure 23 *b*, le moulage ayant été brisé en ce point, est au contraire très nette sur les moulages de Verdier (fig. 26), de Traquet-Motteux (fig. 27), de Martinet (fig. 28) ;

5° l'orifice du sac abdominal est polybronchique mixte. Les bronches récurrentes *R. ab.* s'étalent sur la partie caudale du poumon et l'une d'elle plus volumineuse, très nettement indiquée sur la figure 23 *a*, suit le bord latéral jusqu'au point d'insertion des bronches récurrentes du sac diaphragmatique postérieur. Cette disposition se voit aussi très bien sur les figures 24, 26, 27, 28.

Le poumon du Geai est un des moins allongés que nous avons rencontrés et présente de ce fait certaines particularités qui le distinguent aisément de ceux qui ont été étudiés jusqu'ici.

Les territoires des sacs qui s'étalent sur la face ventrale sont en effet assez particuliers.

Le sac cervical occupe toujours le sommet de la face ventrale. Par suite du racourcissement de la pente craniale les rapports du sac interclaviculaire avec cette dernière sont un peu différents de ce qu'ils étaient chez la Poule et chez le Pigeon. Il occupe seulement une bande transversale étroite de cette pente, entre le bord latéral et le bord médial. Le sac diaphragmatique antérieur est également très étroit et ne s'étend que sur le quart antérieur de la pente caudale du poumon. Roché (**1891**, p. 75) a déjà signalé chez les Passereaux cette inégalité des sacs diaphragmatiques antérieurs et postérieurs et la prépondérance de ces derniers. Le sac diaphragmatique postérieur occupe en effet la presque totalité de la pente caudale. Cette disposition s'observe aisément sur les moulages des poumons et des sacs aériens du Moineau, du Verdier, du Traquet-Motteux et du Martinet .

b. Dans un autre type observé seulement dans le genre *Larus* (Charadriiformes) (fig. XVII et 29 *a* et *b*), le nombre des orifices monte à neuf par l'apparition d'un sac aérien nouveau, qui n'a point été signalé jusqu'ici, le *sac cervical latéral* qui naît un peu en dehors du sac cervical typique, par un orifice direct rattaché au rameau latéral de la première entobronche. Mais l'apparition de ce sac n'est pas l'unique différence qui sépare ces Oiseaux de ceux du groupe précédemment décrit. La distribution des orifices des sacs diaphragmatiques présente aussi des différences importantes. Le sac diaphragmatique antérieur, plus développé que dans les Passereaux et qui couvre à peu près la moitié de la pente caudale, présente ici trois orifices : un orifice direct *O. d. a.* rattaché au canal du sac interclaviculaire et deux orifices récurrents distincts *R. d. a* : l'un est placé à peu près au milieu de la face ventrale un peu en dehors de la bronche extra-pulmonaire, caudalement à l'orifice récurrent du sac interclaviculaire, l'autre est placé tout à fait latéralement, empiétant en partie sur la face dorsale.

D'autre part le sac diaphragmatique postérieur moins développé que chez les Passereaux, et qui recouvre seulement à

peine la moitié de la pente caudale, n'a plus ses orifices direct et récurrent séparés comme dans le type précédent. Ces orifices sont au contraire réunis en un seul orifice polybronchique mixte comme c'est le cas pour la Poule, le Pigeon et le Canard. Cette réunion de deux sortes d'orifices du sac diaphragmatique postérieur compense le dédoublement de la

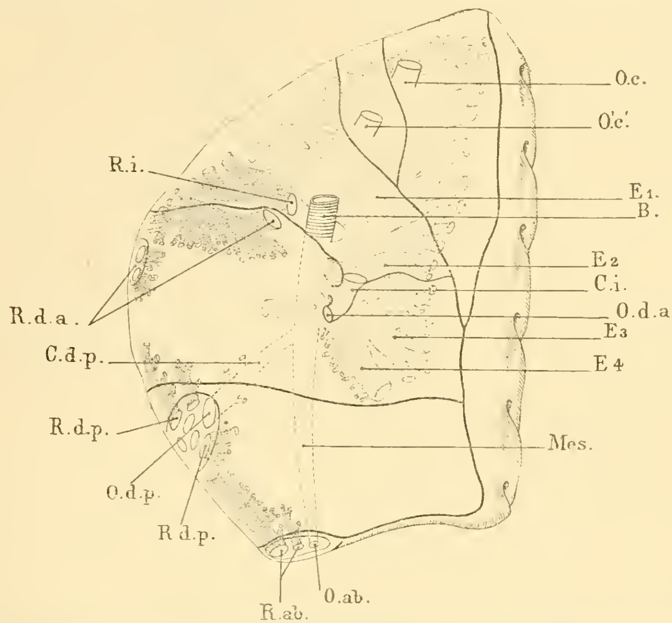


FIG. XVII. — Schéma montrant les rapports des sacs aériens et de leurs orifices avec la face ventrale du poumon chez la Mouette rieuse. *Larus ridibundus* (L.) Gr. = 1 × 2. *B.*, bronche extra-pulmonaire ; *C.d.p.*, canal direct du sac diaphragmatique postérieur ; *C.i.*, canal du sac interclaviculaire ; E_1, E_2, E_3, E_4, première, deuxième, troisième et quatrième entobronches ; *Mes.*, mésobronche ; *O.ab.*, orifice direct du sac abdominal ; *O.c.*, orifice direct du sac cervical ; *O'.c'.*, orifice direct du sac cervical latéral ; *O.d.a.*, orifice direct du sac diaphragmatique antérieur ; *O.d.p.*, orifice direct du sac diaphragmatique postérieur ; *R.ab.*, orifices récurrents du sac abdominal ; *R.d.a.*, orifices récurrents du sac diaphragmatique antérieur ; *R.d.a.*, orifices récurrents du sac diaphragmatique postérieur ; *R.i.*, orifice récurrent du sac interclaviculaire.

bronche récurrente du sac diaphragmatique antérieur observé dans le type précédent *a* et fait qu'en définitive il n'y a que neuf orifices, le nouvel orifice étant dû au sac cervical supplémentaire. Ces dispositions ont été observées chez la Mouette rieuse *Larus ridibundus* (L.), chez le Goéland argenté *Larus argentatus* (Brünn) et chez *L. fuscus* (L.).

Type II. — Le second type diffère du premier en ce que le sac interclaviculaire naît par un conduit propre sur la première entobronche et ne communique jamais avec le diaphragmatique antérieur. Ce type est réalisé avec de légères modifications spécifiques, chez le Canard *Anas boschas* (L.), l'Oie *Anser*

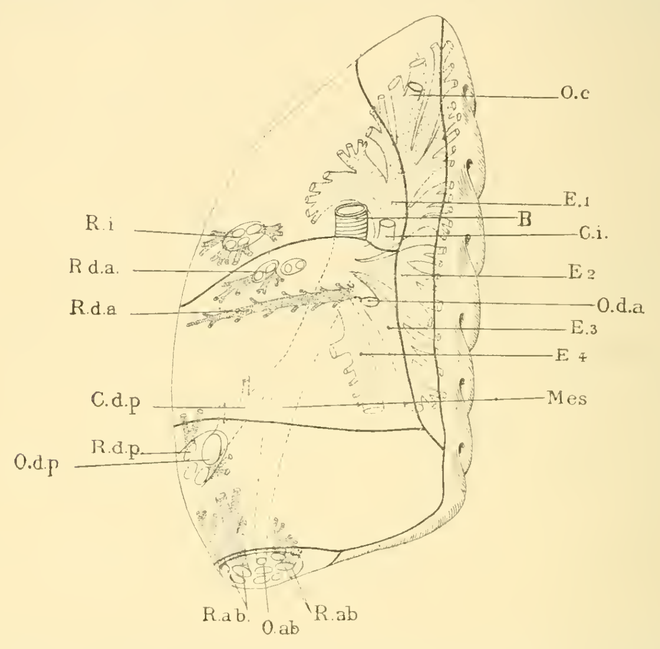


Fig. XVIII. — Schéma montrant les rapports des sacs aériens et de leurs orifices avec la face ventrale du poumon chez le Canard *Anas boschas* (L.) = 1 × 0,8. — *B.*, bronche extra-pulmonaire ; *C.d.p.*, canal direct du sac diaphragmatique postérieur ; *C.i.*, orifice du sac interclaviculaire ; E_1, E_2, E_3, E_4, première, deuxième, troisième et quatrième entobronches ; *Mes.*, mésobronche ; *O.ab.*, orifice direct du sac abdominal ; *O.c.*, orifice direct du sac cervical ; *O.d.a.*, orifice direct du sac diaphragmatique antérieur ; *O.d.p.*, orifice direct du sac diaphragmatique postérieur ; *R.ab.*, orifices récurrents du sac abdominal ; *R.d.a.*, orifices récurrents et bronche récurrentes du sac diaphragmatique antérieur ; *R.d.p.*, orifices récurrents du sac diaphragmatique postérieur ; *R.i.*, orifices récurrents du sac interclaviculaire.

domesticus (L.) et la Sarcelle *Querquedula angustirostris* (Menet). Il y a chez ces animaux sept orifices qui sont répartis de la manière suivante : 1° un orifice direct pour le sac cervical ; 2° un orifice direct et un orifice récurrent pour le sac interclaviculaire ; 3° un orifice direct et un orifice récurrent parfois dédoublé en deux orifices voisins l'un et l'autre, pour le

diaphragmatique antérieur ; 4° un orifice unique, polybronchique mixte pour le diaphragmatique postérieur et de même pour le sac abdominal.

Nous ajouterons quelques détails pour le Canard domestique. Les orifices des sacs aériens très faciles à observer se présentent de la façon suivante (fig. XVIII).

1° L'orifice du sac cervical est placé comme chez le Poulet, sur le gros tronc cranial de la première entobronche, mais à cause de l'allongement général de la pente craniale du poumon, il est situé très en avant, de plus le sac cervical se prolonge fortement en arrière le long du bord médial de la face ventrale du poumon.

2° les orifices du sac interclaviculaire sont au nombre de deux. L'orifice direct *C. i.* naît comme je le disais plus haut, sur la première entobronche au voisinage de son insertion sur le vestibule et très près de la bronche extra-pulmonaire. Cet orifice n'a pas été vu par Sappey. L'orifice récurrent *R. i.*, polybronchique simple, est situé comme chez la Poule, sur le bord latéral de la face ventrale du poumon immédiatement en avant de la cloison séparant le sac interclaviculaire du sac diaphragmatique antérieur ;

3° le sac diaphragmatique antérieur offre des orifices assez mal décrits jusqu'ici et qui méritent d'attirer l'attention. L'orifice direct *O. d. a* est formé par un tube naissant sur la troisième entobronche à son origine, et qui se dirige ventralement pour venir s'épanouir à la surface ventrale du poumon en formant le sac lui-même. Avant d'atteindre cette surface il émet vers le bord latéral une grosse bronche, placée immédiatement sous le diaphragme ornithique, et qui se ramifie abondamment dans le parenchyme pulmonaire. Comment doit-on envisager cette bronche ? Faut-il la considérer comme une bronche ordinaire ou comme une bronche récurrente ? Bien que je n'aie pas suivi son développement, il me semble qu'il faut la rattacher à ce groupe de bronches, parce qu'elle naît du canal direct du sac, c'est-à-dire du sac lui-même et rentre par suite dans la

définition que j'ai donnée des bronches récurrentes. D'autre part, il semble bien qu'au point de vue physiologique cette bronche soit plutôt disposée pour recevoir l'air revenant du sac que l'air y allant. Sa position à angle droit sur le canal direct du sac fait que l'air arrivant de la trachée se dirige plus facilement dans le sac que dans cette bronche, tandis que, lors du retour de l'air, elle se trouve plus directement placée sur son trajet. Enfin, une troisième raison tend à nous faire considérer cette bronche comme une récurrente, c'est que chez le Pigeon, le Geai, les Passereaux, la bronche récurrente du même sac a exactement la même disposition que cette bronche transversale du Canard, bien qu'elle naisse un peu plus latéralement qu'elle.

L'orifice direct du sac diaphragmatique antérieur est placé sur la face ventrale du poumon immédiatement en arrière de cette bronche transversale. C'est le seul qui ait été représenté par Sappey ; mais il existe un ou deux orifices de bronches récurrentes dans le territoire du sac diaphragmatique antérieur. Ces deux orifices *R. d. a.* placés un peu en arrière de la cloison qui sépare ce sac de l'interclaviculaire, appartiennent au type polybronchique simple et donnent naissance à des bronches récurrentes du sac diaphragmatique antérieur ;

4° l'orifice du sac diaphragmatique postérieur, placé sur le bord latéral de la pente caudale du poumon, est vaste, moins rapproché de l'orifice abdominal que dans le Poulet. Cette position est due à la plus grande extension du sac diaphragmatique postérieur qui occupe la moitié de la pente caudale. L'orifice du sac, placé derrière le bord cranial du sac diaphragmatique postérieur est, à cause de cela, situé plus près du milieu de la pente caudale. C'est un orifice polybronchique mixte renfermant un grand nombre de bronches, dont la directe se reconnaît d'emblée à son aspect infundibuliforme, son plus grand diamètre étant tourné vers son extrémité distale. L'extrémité élargie de cette bronche directe est placée immédiatement au-dessous du diaphragme ornithique à tra-

vers lequel on la distingue aisément ainsi que les nombreuses parabronches qui criblent sa paroi. Elle est entourée de bronches récurrentes nombreuses, mais il est bien évident que vu sa forme conique, les nombreuses parabronches qui débouchent au voisinage de son ouverture doivent aussi remplir le rôle de récurrentes, l'air de retour du sac tendant plutôt à gagner le poumon par ces parabronches qu'à revenir dans la mésobronche et dans la trachée par l'extrémité proximale rétrécie du conduit direct.

5° l'orifice du sac abdominal est un orifice ovale, bien développé, du type polybronchique mixte. Sa bronche directe est formée par l'extrémité de la mésobronche qui s'effile graduellement en arrivant jusqu'à lui et qui est entourée de bronches récurrentes nombreuses *R. ab.*, dont l'une, plus volumineuse que les autres, forme un gros tronc dirigé d'arrière en avant sur la face dorsale du poumon. On peut la suivre aisément pendant un certain temps en lui voyant émettre des ramifications qui se perdent dans le réseau bronchique de cette région. Cette bronche que l'on peut reconnaître sur le moulage figure 31, a été également représentée par G. FISCHER dans la figure 5, Taf. IV (1905) du moulage d'*Anas crecca* (L.) mais l'auteur n'a pas su en saisir exactement la nature.

La distribution des sacs aériens par rapport à la face ventrale du poumon est à peu près la même que chez le Poulet, sauf pour ce qui regarde les sacs diaphragmatiques qui se partagent à peu près également l'étendue de la pente caudale, comme je l'ai indiqué précédemment et pour l'allongement dans le sens caudal du sac cervical.

Si maintenant on jette un regard d'ensemble sur les dispositions présentées par les différentes espèces, on voit d'abord pour ce qui regarde le type I, que les différences anatomiques ne coïncident point du tout exactement avec les ordres, puisque des animaux du même ordre offrent des dispositions tout à fait différentes ; ainsi les genres *Columba* (L.) et

Larus (L.) qui appartiennent tous les deux aux Charadriiformes présentent l'un le type I réduit (*Columba*) avec six orifices, l'autre au contraire (*Larus*) le type I augmenté avec neuf orifices. De même parmi les Coraciiformes deux genres appartenant à l'ancien groupe des Rapaces nocturnes *Strix* et *Noctua* nous présentent le type I moyen (sept orifices) tandis que *Cypselus* offre le type I augmenté (huit orifices). Enfin, on trouve avec la même disposition des espèces de deux ordres différents. Le type I moyen comprend des Galliformes, un Gruiforme et des Coraciiformes. — Le type I réduit comprend à la fois un Charadriiforme (*Colomba*) et des Cuculiformes (*Palaeornis*). Au contraire tous les Passériformes que nous avons observés et qui appartiennent à trois familles, celle des Corvidés (*Garrulus*), des Turdidés (*Saxicola*), des Fringillidés (*Emberiza*, *Passer*, etc.), présentent tous le même type à huit orifices, auquel appartient aussi un Falconiforme, *Falco tinnunculus* (L.).

Pour le type II, nous ne l'avons rencontré que dans le groupe des Ansériformes qui présente comme on le sait des caractères très primitifs. Il se peut donc que ce type représente la forme initiale dans laquelle les sacs aériens naîtraient tous indépendamment les uns des autres, chacun sur une entobronche propre et nous regrettons de n'avoir pu nous procurer d'autres types primitifs pour voir s'il en est bien ainsi.

Comparaison de la structure du poumon des Oiseaux avec la structure de celui des autres Amniotes.

Une comparaison détaillée du poumon des Oiseaux et des autres Amniotes demanderait des études personnelles sur le poumon des Reptiles qui me font défaut. On ne peut en effet utiliser dans ce but les schémas de poumons de Reptiles qui ont été donnés par divers auteurs entre autres par Milani et par Miller ; mais si je manque de données personnelles pour la solution complète du problème, je puis cependant

faire ressortir certains points d'anatomie microscopique qui indiquent une différence profonde entre le poumon des Oiseaux et celui des autres Animaux.

La comparaison du poumon des Oiseaux avec celui des Mammifères montre qu'il y a entre eux des divergences considérables. Sans doute, comme on l'a dit à propos de l'embryologie, on retrouve dans l'insertion des premières bronches sur la bronche souche, la disposition linéaire que l'on rencontre aussi chez les Mammifères, seulement au lieu des quatre lignes placées sur les parois externe, interne, antérieure et postérieure de la bronche souche que l'on observe chez les Mammifères, il n'existe ici que deux rangées, l'une à trajet spiroïde, pour les entobronches et les ectobronches, l'autre plus rectiligne pour le groupe des bronches secondaires latérales de Campana. Il est en outre assez facile tout en tenant compte des différences de situation chez les Oiseaux, superficielle, profonde chez les Mammifères, de retrouver dans les ectobronches un groupe épartériel, dorsal à l'artère pulmonaire, et dans les entobronches le pendant du groupe hypartériel prédominant des Mammifères. Cette comparaison a été faite : elle est rapportée par G. Fischer (1905, p. 20 et 21) qui fait remarquer que les bronches dorsales sont plus irrégulières et plus variables dans les différentes espèces que les ventrales, comme l'a déjà indiqué Narath (1892) pour celles des Mammifères. Mais toutes ces comparaisons n'ont pas une portée bien grande.

En réalité le poumon des Oiseaux est construit sur un tout autre modèle que celui des Mammifères et on peut ajouter que celui de tous les pulmonés. Il dérive évidemment d'une ébauche strictement homologue à celle du poumon des autres Amniotes. Il se développe également pendant les premiers jours suivant un modèle qui ne diffère point fondamentalement de celui de ces derniers, mais à partir du moment où les bronches récurrentes des sacs aériens apparaissent et où les parabronches s'anastomosent entre elles, il prend un type tout à fait spécial

qui s'éloigne de plus en plus de la forme originelle commune et qui ne peut plus être comparé aux autres types dérivés de cette dernière sans forcer extrêmement les rapports indiqués. Les sacs aériens correspondent véritablement à une partie de l'arbre trachéo-bronchique, et la découverte des bronches récurrentes confirme absolument cette comparaison, en montrant que les sacs aériens se comportent absolument comme les bronches, puisqu'ils rentrent à nouveau dans le poumon, et comme les bronches vont s'anastomoser avec les bronches opposées. Il ne s'agit point là d'anastomoses latérales comme l'imaginait Miller (1893) pour les parabronches des Oiseaux, anastomoses latérales qu'il comparait aux perforations latérales qui peuvent s'établir entre les différentes loges du poumon de certains Reptiles par résorption d'une partie de leur paroi commune. Seules les anastomoses des capillaires aériens du parenchyme pulmonaire des Oiseaux seraient à la rigueur comparables à ces anastomoses latérales des Reptiles. Mais l'anastomose de conduits aériens, tels que les parabronches est tout autre chose, et constitue un caractère que l'on ne retrouve point ailleurs. Il ne faut pas oublier, en effet, que ces anastomoses entre les parabronches ne sont point des fusions latérales s'effectuant entre des culs-de-sac à leur terminaison et sur les points où il existerait un contact intime entre eux. Ce sont des anastomoses terminales qui se font entre les deux extrémités de deux parabronches, parties des faces opposées du poumon, et qui s'effectuent partout avec une régularité admirable, sans qu'il y ait le moindre changement de calibre entre les deux parabronches qui s'unissent entre elles et sans que l'on puisse trouver jamais une seule parabronche terminée en cul-de-sac, dans tout le parenchyme pulmonaire.

Cette disposition est évidemment en rapport avec la marche du courant aérien dans le poumon. Dans l'immense majorité des Amniotes autres que les Oiseaux, le courant qui apporte l'oxygène s'effectue toujours dans une seule direction, c'est-à-dire de la trachée vers la surface repsiratoire. Sans doute

il existe chez de nombreux Reptiles des diverticules du poumon, soustraits à la fonction de l'hématose et qui, constituant à cause de cela des réservoirs où l'air conserve son oxygène intact, peuvent distribuer ensuite cet air au parenchyme pulmonaire : mais il ne s'agit point ici encore d'une fonction bien régularisée et comportant une différenciation de l'appareil chargé d'assurer son mécanisme. Dans les Oiseaux la question est bien différente.

Les réservoirs aériens ne constituent pas simplement des diverticules capables d'accumuler l'oxygène qu'ils diffuseront ensuite d'une manière plus ou moins parfaite dans un milieu aérien appauvri, mais ces réservoirs aériens prennent des connexions secondaires avec le parenchyme pulmonaire ; ils se complètent par des voies de retour qui peuvent amener dans le poumon un courant d'air neuf, en l'y répartissant par des voies préformées admirablement disposées pour ce service, et qui conduisent dans la partie périphérique, et en quelque sorte terminale de l'arbre bronchique et non pas dans sa partie centrale, comme peuvent le faire les sacs des Reptiles. Le poumon se trouve donc parcouru par deux courants d'air pur, l'un qui vient de la trachée, l'autre qui vient des sacs : ces deux courants alternatifs étant toujours constitués par de l'air pur, il s'en suit que même dans le temps de l'expiration, le poumon fonctionne chez les Oiseaux comme dans l'inspiration la plus active et la plus favorable. Enfin, ce mouvement alternatif de l'air dans les circuits bronchiques, toujours continus, ne s'effectue point seulement pendant le temps où les mouvements respiratoires peuvent être régulièrement assurés par le jeu des cavités thoraco-abdominales, mais aussi pendant le vol, où il est produit par les mouvements alaires.

Comme on l'a fait remarquer plus haut, c'est à partir d'un certain moment du développement, et en réalité du dixième au treizième jour que ces propriétés spéciales du poumon des Oiseaux s'accusent et à partir de là, elles ne font que s'accentuer davantage, car elles portent plutôt sur la disposition du

parenchyme que sur les grandes voies d'accès de l'air. En effet, le parenchyme occupe une situation tout à fait spéciale. Au lieu d'être formé par les extrémités des culs-de-sac terminaux des ramifications bronchiques, elles-mêmes fort riches, il naît, avec une régularité admirable, de petits conduits radiés, les vestibules, qui criblent sans la moindre interruption la paroi des parabronches, en formant tout autour de chacune d'elles un revêtement continu et admirablement régulier, comparable à des poils grossiers insérés en rayonnant sur toute la surface d'un cylindre. Là, par conséquent, point de bronchioles de longueur variable, portant, comme les ramifications d'une grappe, les infundibula irréguliers et lobulés accommodant leur forme aux espaces laissés par leurs voisins, mais au contraire, un manchon de parenchyme formé par les capillaires aériens issus des vestibules et qui donne à tout l'ensemble une disposition qui avait frappé depuis longtemps les premiers observateurs.

Enfin, en dernière analyse et comme conséquence histologique de cette structure si particulière, il faut mentionner un fait unique dans la disposition de la surface respiratoire et qui contraste avec la structure de celle-ci, chez tous les autres Vertébrés quels qu'ils soient, aussi bien branchiés que pulmonés. Chez les Oiseaux, il n'y a plus une *surface* respiratoire, c'est-à-dire des étendues planes parcourues par un réseau vasculaire également plan, à mailles arrondies et parfaitement régulières, comme on l'observe aussi bien dans les lamelles branchiales que dans les alvéoles pulmonaires des Mammifères, mais au contraire un treillis formé par la substance propre du poumon, c'est-à-dire par des travées minces, recouvertes d'endothélium et contenant les capillaires sanguins entrelacés avec un treillis complémentaire de cavités aériennes. Aussi CAMPANA exprimait-il très bien les caractères essentiels de leur poumon lorsqu'il disait (1875, p. 222) : « chez les Oiseaux, les capillaires sanguins sont absolument environnés d'air et les capillaires pneumatiques sont de même partout environnés de sang ».

La structure macroscopique aussi bien que microscopique du

poumon des Oiseaux, est tout entière en corrélation avec le reste de l'organisation de ces animaux comme l'a déjà fait remarquer VIALLETON (**1910**, p. 431).

Les détails du fonctionnement des sacs ont pu prêter à des interprétations divergentes pour ce qui a trait au mécanisme du fonctionnement de ces sacs, et nous ne ferons que rappeler la théorie de l'antagonisme de certains groupes de sacs soutenue par SAPPEY et niée par SOUM. Il n'entre pas dans le cadre de nos recherches de prendre parti pour l'une ou l'autre de ces opinions, mais nous pouvons affirmer que la structure pulmonaire ne laisse absolument aucun doute sur le rôle des sacs et sur leur valeur, comme organes destinés à faire passer dans le poumon, l'air oxygéné qu'ils ont mis en réserve. Cet air a été en même temps échauffé et chargé de vapeur d'eau, comme l'a fait remarquer SOUM qui insiste sur l'espèce de suppléance que les sacs peuvent jouer, à ce dernier point de vue, vis-à-vis des glandes sudoripares.

Conclusions

La face ventrale du poumon des Oiseaux ne se comporte point, comme on l'admet implicitement, de la même manière dans toute son étendue ; elle peut être divisée par une crête transversale, passant à peu près par l'insertion de la bronche entra-pulmonaire en deux parties : une tournée vers la tête, la *pente craniale*, l'autre tournée vers la queue, la *pente caudale*. Cette dernière seule est en rapport avec le diaphragme ornithique uni aux faisceaux musculaires costaux qui ont été décrits depuis longtemps. Elle peut donc seule être considérée comme répondant à la portion du poumon soumise à l'action de ce diaphragme, et toutes les considérations physiologiques émises sur le rôle de ce dernier ne peuvent s'appliquer qu'à elle.

La bronche souche (mésobronche), qui traverse le poumon

dans toute sa longueur et s'ouvre en arrière dans le sac abdominal, émet des bronches secondaires qui peuvent être divisées en deux groupes :

Les *ectobronches* (HUXLEY) destinées à la face ventrale du poumon, les *entobronches* (HUXLEY) réservées à sa face dorsale. Ces bronches traversent perpendiculairement le poumon et, arrivées à la face qu'elles doivent occuper, se ramifient d'une manière pennée en bronches de troisième ordre, les *parabronches* (HUXLEY) qui conservent un même diamètre sur toute leur longueur. La première entobronche fournit les ramifications de toute la pente craniale, tant du côté latéral que du côté médial. La deuxième et la troisième entobronches donnent des rameaux principalement du côté médial. La quatrième entobronche est semi-pennée et s'étale seulement du côté latéral en fournissant la majeure partie des rameaux de la pente caudale.

Les ectobronches donnent aussi des rameaux dirigés vers le bord médial et des rameaux latéraux. De la face profonde des ectobronches et des entobronches, partent des parabronches qui se comportent comme les superficielles.

Les parabronches venues des entobronches vont s'anastomoser à plein canal avec celles des ectobronches, aussi bien à la surface que dans la profondeur du poumon et forment ainsi des circuits bronchiques, bien vus par CAMPANA.

A cause du mode de ramification pennée des bronches, il y a deux sortes de circuits bronchiques :

1° Les circuits médiaux, formés par l'anastomose des parabronches venues des faces dorsale et ventrale du poumon et qui se dirigent du côté médial ; la ligne d'anastomose des parabronches qui forment ces circuits est très visible, elle est située sur la face médiale du poumon (face vertébrale) tout près du bord dorsal de cette face.

2° Les circuits latéraux. Les circuits latéraux sont formés par les parabronches qui se dirigent sur le bord latéral du poumon, mais ils présentent, au moins en partie, une plus grande

complexité que ceux du côté médial ce qui force à les subdiviser en deux groupes :

a. Les circuits latéraux craniaux qui sont formés par l'anastomose des parabronches venues des rameaux latéraux de la première entobronche et de la première ectobronche. Ces rameaux s'anastomosent suivant une ligne très nette, située sur la face dorsale du poumon parallèlement à son bord latéral et tout près de ce dernier. Ces circuits comme les circuits médiaux sont simples, parce que les parabronches qui les constituent ne présentant que de rares anastomoses transversales qui les réunissent entre elles gardent leur trajet parallèle et ne forment point un réseau compliqué, comme cela s'observe dans les circuits caudaux, où ces anastomoses sont très multipliées, et où la direction parallèle des parabronches situées dans leurs intervalles, fait place à une véritable disposition en mailles.

b. Circuits latéraux caudaux. Formés par les anastomoses des branches latérales des ectobronches et des entobronches, ces circuits sont énormément compliqués par l'intervention des bronches récurrentes qui se mêlent à eux et qui les transforment en un véritable labyrinthe de voies aériennes extrêmement embrouillé.

Les bronches récurrentes sont des bronches issues des sacs interclaviculaire, diaphragmatiques antérieur et postérieur et abdominal, qui rentrent dans le poumon où elles se divisent en donnant des parabronches qui s'anastomosent à plein canal avec celles des circuits latéraux caudaux. La distribution des bronches récurrentes a été donnée en détail pour chaque sac. Nous ferons remarquer ici seulement, ce caractère général et constant, qu'elles siègent toujours très près du bord latéral du poumon sinon sur ce bord lui-même, et que certaines ont une tendance à passer sur sa face dorsale, comme on le voit toujours pour les bronches récurrentes du sac abdominal, et dans certains cas (Passeriformes) pour les bronches récurrentes du sac diaphragmatique postérieur. Il faut remarquer aussi que,

sauf les bronches récurrentes du sac interclaviculaire, qui du reste peuvent manquer, toutes ces bronches appartiennent à la pente caudale et se trouvent en rapport étroit avec les muscles du diaphragme ornithique qui, quels que soient leurs autres effets, ont toujours celui de faciliter leur béance.

Le développement montre de bonne heure la tendance générale des grosses bronches à se diriger vers la périphérie, et dans les ébauches pulmonaires du sixième au huitième jour, toutes les ramifications bronchiques sont situées à la surface du poumon, dont le centre est occupé exclusivement par un mésenchyme abondant et la bronche souche.

Au huitième jour, les parabronches qui vont former les circuits médiaux, sont déjà rapprochées sur la face médiale et vont manifestement au-devant les unes des autres. En même temps les entobronches et les ectobronches qui leur ont donné naissance produisent par leur face profonde des bourgeons parabronchiques destinés à l'intérieur du poumon.

Le développement des bronches récurrentes des sacs aériens, s'effectue entre le huitième et le dixième jour, les détails en sont donnés dans le texte.

L'anastomose des parabronches qui va fermer les circuits pulmonaires, s'observe dès le treizième jour. Elle est précédée par une bifurcation en Y de l'extrémité de chaque parabronche, si bien que les parabronches d'un même circuit ne sont pas exactement dans le prolongement l'une de l'autre, mais alternent et sont réunies par un court segment oblique, de même diamètre et de même structure qu'elles-mêmes.

A partir du neuvième jour, autour de certaines parabronches, le mésenchyme se distribue en prismes limités par des bourgeons vasculaires pleins, formant un cadre polygonal ayant le même centre que la parabronche qu'il entoure. Cette disposition s'étend peu à peu à toutes les parabronches.

Un peu plus tard, le dixième jour, l'épithélium de chaque parabronche est entouré par une couche continue, très mince

de fibres musculaires lisses, puis à partir du treizième jour, cet épithélium pousse des culs-de-sac radiés qui végètent tout autour de la parabronche dans le prisme mésenchymateux qui l'entoure.

Vers le seizième jour, l'extrémité de ces culs-de-sac se bifurque et se prolonge par des culs-de-sac plus étroits, qui s'allongent jusque vers le cadre vasculaire limitant le prisme parabronchique, mais ne le dépassent pas. Cette bifurcation des culs-de-sac permet de leur distinguer deux parties : une partie proximale plus large, qui donne directement dans la lumière de la parabronche, c'est le vestibule : une partie périphérique formée de conduits plus fins, terminés en culs-de-sac et qui s'ouvrent dans le vestibule, ce sont les capillaires aériens. Vers la fin de l'incubation ces capillaires aériens forment un manchon serré tout autour de la lumière de la parabronche. Ils ne tardent pas à s'anastomoser entre eux, de manière à former un véritable labyrinthe aérien dans chaque parabronche. Je n'ai pu observer la formation de ces anastomoses qui doit être extrêmement rapide, elle n'existe pas encore à la fin du dix-neuvième jour et au vingt et unième elle est déjà aussi compliquée qu'elle l'est chez l'adulte.

Le développement du poumon des Oiseaux explique les différences essentielles qu'il offre par rapport à celui des Mammifères.

Les bronches ne se terminent jamais chez les Oiseaux en culs-de-sac, elles communiquent toutes entre elles, en formant des circuits qui peuvent être abordés par l'air pur, par l'une ou par l'autre de leurs extrémités, suivant que cet air viendra de la trachée ou des sacs aériens. Le parenchyme pulmonaire ne forme point de culs-de-sac compliqués à paroi plus ou moins bosselée et revêtue d'alvéoles. Il constitue un réseau de travées minces, parcourues par des capillaires sanguins et revêtues d'un endothélium que le nitrate d'argent met en évidence. Il en résulte que le réseau sanguin de l'hématose ne forme pas une surface plane, mise en contact avec l'air d'un seul côté ou de

deux côtés à la fois lorsque une même lame vasculaire est commune à deux alvéoles adossées, mais que chaque capillaire sanguin est entouré par l'air de toutes parts. Il n'y a donc point dans le poumon des Oiseaux de surfaces respiratoires, formées par des réseaux, à peu près plans de capillaires décrivant des mailles extrêmement régulières, comme c'est le cas pour l'appareil respiratoire des autres Vertébrés, même pour les branchiés, mais un véritable labyrinthe sanguin développé dans les trois directions de l'espace et pénétré par l'air de tous les côtés. Cette disposition déjà entrevue par RAINEY et bien décrite par CAMPANA a été éclairée par la démonstration que j'ai pu donner du développement embryologique des capillaires aériens et de la présence d'un endothélium à leur surface, contrairement à ce que pensait MAX BAER (1896), qui niait la présence de cet endothélium.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE (1)

1896. BAER (MAX). Beiträge zur Kenntnis. der Anat. und Physiol. d. Atemwerkzeuge bei den Vögeln. (*Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd.* 61, p. 420-498).

1905. BERTELLI (D.). Ricerche di Embriologia e di Anatomia comparata sul diaframma e sull'apparechio respiratorio dei vertebrati. (*Archivio di Anatomia e di Embriologia.* Vol. IV, p. 593-844, Tav. LXXIX-LXXXIII).

1875. CAMPANA. Physiologie de la respiration chez les Oiseaux. Anat. de l'appareil pneumatique pulmonaire, des faux diaphragmes, des séreuses et de l'intestin chez le Poulet (p. 1-385, pl. I-XVI. *Paris, Masson*).

1863. EBERTH. Ueber den feineren Bau der Lunge. (*Zeitschr. f. wissensch. Zool.* Bd., 12 p. 427-454. Taf. XLIV-XLV).

1864. ELENZ (E.). Uber das Lungenepithel. (*Wurzbürger naturwissensch. Zeitschr.* Bd. 5, p. 66-83, Taf. 2). Cité d'après Oppel, A., voyez ci-après.

(1) Dans cet index ne sont contenus que les ouvrages expressément cités dans ce mémoire ou ceux que j'ai consultés pour l'écrire.

1899. Evans (A. H.) Birds. (*Cambridge Natural History.* Vol. IX. *London Macmillian and C*° 8° 635 p.).

1905. Fischer (Guido). Vergleichend. anatomische Untersuchungen über den Bronchialbaum der Vögel. (*Zoologica.* Bd. 19, H. 45 p. 1-45, Taf. I-V).

1890. Gadow (Hans). Vögel Bd. I und II. In *Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs.*

1901. Gegenbaur (C). Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, mit Berucksichtigung der Wirbellosen (Bd. 2. *Leipzig* 1901, p. 696).

1902. Göppert (E.). Die Entwickl. d. luftführenden Anhänge d. Vorderdarms. (*Handb. d. vergleich, und experim. Entwicklungslehre O. Hertwig's.* Bd. II, T. 1, p. 80-108).

1846. Guillot (N.). Mémoire sur l'appareil de la respiration dans les Oiseaux (*Ann. Sc. Nat.* T. 5. (3), p. 25-87, Pl. III-IV).

1897. Hardiviller (A. d'). Développement et homologation des bronches principales, chez les Mammifères (Lapin). (*Thèse de doctorat en Méd. Lille*).

1882. Huxley. On the respiratory organs of Apteryx (*Proced. Zool. Soc.* p. 560).

Cité d'après le Zoologischer Jahresbericht de Naples.

1911. Juillet (A.). *a.* Rapports des sacs aériens et des bronches chez les Oiseaux. (*C. R. Acad. Sc. Paris.* T. 152, p. 1024).

b. Observations comparatives sur les rapports du poumon et des sacs aériens chez les Oiseaux. (*C. R. Acad. Sc. Paris.* T. 152, p. 1330).

c. Phases avancées du développement du poumon chez le Poulet. (*C. R. Soc. Biologie,* T. lxx. p. 985).

d. Face ventrale du poumon des Oiseaux et diaphragme. (*C. R. Soc. Biologie,* T. lxxi, p. 230).

1835. Lauth. Nouveau Manuel de l'Anatomiste. 2e Edit. (*Paris* 1835, p. 767, pl. I-VII).

1911. Marchand (R.). Les pores alvéolaires du poumon chez les animaux. (*C. R. Soc. Biologie,* T. lxx, p. 912).

1893. Miller (W. S.). The Structure of the lung. (*Journ. of Morphol.* Vol. 8, p. 165-188).

1857. Milne Edwards (H.). Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée de l'homme et des animaux. (Vol. II, p. 399. *Paris, Masson*).

1902. Moser (Fanny). Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbeltierlunge. (Amphibien, Reptilien, Vögel,

Säuger). (*Archiv. fur mikrosk. Anatomie.* Bd 60, p. 587-667, Taf. XXX-XXXIII).

1892. NARATH (A.). Vergleichende Anatomie des Bronchialbaumes. (*Verh. d. Anat. Ges. auf. d. VI. Vers. in Wien* 1892, p. 168-174).

1905. OPPEL (A.). Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. (*VI*e *Teil. Atmungsapparat,* p. 824, Taf. I-IV).

1835. OWEN (RICH). Aves. (*The Cyclopœdia of Anat. and Physiol.* Vol. I, 1835-1836).

1866. OWEN (RICH). Comparative Anatomy and Physiolog of Vertebrates. (*Vol. II* 1866. *Longmans, Green and C*o*, London.*)

1849. RAINEY (G.). On the minute structure of the Lung of the Bird. (*Medico. Chirungic. Trans.* XXXII, p. 47.
Cité d'après Williams, voyez ci-après).

1891. ROCHÉ (G.). Contribution à l'étude de l'anatomie comparée des réservoirs aériens d'origine pulmonaire chez les Oiseaux. (*Ann. d. sc. nat. Zool.* Vol. XI (7), p. 1-120, Pl. I-IV).

1847. SAPPEY (PH. C.). Recherches sur l'appareil respiratoire des Oiseaux, (*Paris, Germer-Baillière et Thèses sciences, Paris* p. 1-92, Pl. IV. 1847).

1910. SCHIMKEWITSCH (W.) Vergleich. Anat. d. Wirbeltiere, traduction allemande par Maier et Sukatschoff (*Stuttgart* p. 652).

1871. SCHULZE (F. E.) Manual of human and comparative histology by S. Stricker. (Vol. II, p. 68-72. *London Sydenham Society*).

1908. SCHULZE (F. E.). Die Lungen d. african. Strausses (*Sitzung. d. Preus. Akad. d. Wissenchaft*).
Cité d'après le Jahresbericht de G. Schwalbe.

1866. SELENKA (EMIL). Beiträge zur Entwickl. der Luftsäcke des Huhns. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 16, p. 178-182, Pl. VIII).

1896. SIEFERT (ERNST.) Uber die Atmung der Reptilien und Vögel. (*Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 64. p.321-506, Taf. III. IV-V).

1896. SOUM. (J. M.). Recherches physiologiques sur l'appareil respiratoire des Oiseaux. (*Ann. de l'Université de Lyon* XXVIII, p. 1-126).

1899. SUPINO (FELICE). Ricerche sulla struttura del polmone negli ucelli. (*Atti della Societa Veneto-Trentina di Scienze naturali resid. in Padova.* Ser. 2. Vol. 3. Fasc. 2, p. 306-316).
Cité d'après Oppel.

1909. VIALLETON (L.) Précis de technique histologique et embryologique. (2e édit. *O. Doin et fils, Paris.* P. 467, Pl. I-XII).

1911. VIALLETON (L.) Eléments de Morphologie des Vertébrés, (*O. Doin et fils, Paris* 790 p.).

1911. VIALLETON (L.) et JUILLET (A.). Sur la technique des injections

d'alliages fusibles en anatomie microscopique. (*C. R. Soc. Biologie,* T. LXXI, p. 249).

1894. VOGT et E. YUNG. Traité d'Anatomie comparée pratique, (*Paris C. Reinwald,* Vol. II, p. 989).

1906. WIEDERSHEIM (R.). Vergleichende Anat. d. Wirbeltiere (6e *Auflage. Jena G. Fischer*).

1859. WILLIAMS. Respiration. (*The Cyclop. of Anat. and Physiol.* Vol. V. suppl. *London*).

1900. ZUMSTEIN (J.). Ueber den Bronchialbaum der Säuger und Vögel. (*Sitzungsber. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturviss.* p. 39-48).

1891-92. ZUMSTEIN (J.). Ueber Korrosions präparate. *Sitzungsber Ges. z. Beförd.d.ges. Naturwiss. Marburg.* 1891-92).

EXPLICATION DES PLANCHES

LETTRES COMMUNES A TOUTES LES FIGURES.

B., bronche extra-pulmonaire.
C. a., capillaire aérien.
C. d. p., canal direct du sac diaphragmatique postérieur.
E_1, première entobronche.
E_2, deuxième entobronche.
E_3, troisième entobronche.
E_4, quatrième entobronche.
E_2, *d.*, rameau dorsal de la deuxième entobronche.
E_4 *tr.*, rameau transversal de la quatrième entobronche.
Ect_1, première ectobronche.
Ect_2, deuxième ectobronche.
Ect_3, troisième ectobronche.
Ect_4, quatrième ectobronche.
Ect_5, cinquième ectobronche.
Ect_6, sixième ectobronche.
Mes., mésobronche.
O. ab., orifice direct du sac abdominal.
O. c., orifice direct du sac cervical.
O. c. i. d., orifice commun des sacs interclaviculaire et diaphragmatique antérieur.
O. d. p., orifice direct du sac diaphragmatique postérieur.
Pb., parabronche.
R. ab., orifice récurrent du sac abdominal.
R. d. a., orifice récurrent du sac diaphragmatique antérieur.
R. d. p., orifice récurrent du sac diaphragmatique postérieur.
R. i., orifice récurrent du sac interclaviculaire
S. ab., sac abdominal.
S. c., sac cervical.
S. d. a., sac diaphragmatique antérieur.
an., anastomose.
art., artère.
b. s. l., bronche secondaire externe
ep., épithélium.
end., endothélium.
hen., hematies.
l. pb., lame parabronchique.
m., muscles.
tr., travée.
v., vaisseau.
vest., vestibule.

PLANCHE XV

FIG. 1. Schéma pour montrer la distribution des entobronches, des bronches récurrentes et des circuits bronchiques sur la face ventrale du poumon du Poulet *Gallus domesticus* (L.). Gr. = 1 × 2. — Le rameau dorsal de la deuxième entobronche et le canal interclaviculaire n'ont pas été représentés.

FIG. 2. Schéma pour montrer la distribution des ectobronches, des bronches récurrentes et des circuits bronchiques sur la face dorsale du poumon du Poulet Gr. = 1 × 2.

Fig. 3. Schéma pour montrer la distribution des parabronches et des circuits médiaux sur la face médiale du poumon de Poulet. Gr. = 1 × 2.

Fig. 4. Reconstruction du poumon droit d'un embryon de Poulet à la fin du sixième jour : la reconstruction est vue par le bord latéral.

Fig. 5. Reconstruction du poumon droit d'un embryon de Poulet au huitième jour ; la reconstruction est vue par la face médiale. Cette figure est surtout destinée à montrer la marche des parabronches dorsales et ventrales les unes au devant des autres sur la face médiale.

PLANCHE XVI

Fig. 6. Embryon de Poulet au dixième jour. Coupe transversale d'une parabronche entourée de son territoire mésenchymateux propre. Gr. = 1 × 400.

Fig. 7. Anastomoses des parabronches pour former les circuits bronchiques. Embryon de Poulet (treizième jour). Gr. = 1 × 400.

Fig. 8. Début de la formation des capillaires aériens. Embryon de Poulet (treizième jour), coupe transversale. Gr. = 1 × 400.

Fig. 9. Stade plus avancé du développement des capillaires aériens (quinzième jour). Gr. = 1 × 400.

PLANCHE XVII

Fig. 10. Différenciation des vestibules et des capillaires aériens (seizième jour). Gr. = 1 × 400.

Fig. 11. Coupe transversale d'une parabronche de Poulet (deux jours après l'éclosion). Parenchyme respiratoire. Safranine Picro-indigo-carmin. Gr. = 1 × 400.

PLANCHE XVIII

Fig. 12. Poulet âgé de 2 jours. Injection métallique (Darcet). Gr. = 1 × 2. — *a.*, face ventrale (poumon droit) ; *b.*, face médiale (poumon gauche) ; *c*, face dorsale (poumon droit).

Fig. 13. Poulet de 15 jours. Poumon droit, face dorsale. Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,5.

Fig. 14. Poulet adulte. Injection métallique (Wood), Gr. = Nat. — *a*, face ventrale ; *b.*, face dorsale (poumon droit).

Fig. 15. *Noctua minor* (Briss). Injection métallique (Wood). Gr. nat. — *a.*, face ventrale ; *b.*, face dorsale (poumon gauche). Une portion du sac abdominal a été laissée appendue à ses bronches récurrentes.

Fig. 16. *Gallinula chloropus* (L.). Poumon gauche face ventrale. Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,8. — La pente caudale est divisée en deux moitiés par une crête transversale séparant les deux sacs diaphragmatiques.

Fig. 17. *Columba livia dom.* (L.). Poumon droit face ventrale. Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,5.— Au dessous de la bronche extra-pulmonaire se voit une portion du sac diaphragmatique antérieur sur laquelle s'insère nettement du côté latéral la bronche récurrente de ce sac .On voit également partir du côté droit de cette masse métallique le canal interclaviculaire.

Fig. 18. *Columba livia dom.* (L.). Poumon gauche face ventrale. Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,5. — Cette figure montre très bien le rameau transverse de la quatrième entobronche et la crête transversale divisant la pente caudale en deux étages superposés pour les deux sacs diaphragmatiques.

Fig. 19. *Columba livia dom.* (L.). Poumon droit, facem édiale. Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,5. — Pour montrer les parabronches internes, les parabronches de la couche externe ont été détruites.

Fig. 20. *Columba livia dom.* (L.). Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,5. — *a* face ventrale, *b* face dorsale (poumon droit). Pendant le refroidissement du métal la face dorsale s'est légèrement creusée sur son milieu par suite d'une mauvaise position du sujet.

Fig. 21. *Palaeornis torquata.* Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,2. — *a*, face ventrale. *b*, face dorsale (poumon droit) Sur le bord latéral de la pente caudale (fig. *a*), on voit l'insertion du sac diaphragmatique postérieur sous la forme d'une masse métallique faisant légèrement saillie vers le milieu de la pente caudale : plus bas apparaît également l'insertion du sac abdominal.

PLANCHE XIX

FIG. 24. *Passer domesticus* (Brisson). Poumons et sacs aériens. Injection métallique (Wood) Gr. = 1 × 1,2. — Par suite de l'obliquité donnée à la pièce pour la photographier, le poumon droit semble se continuer directement dans le gauche. En réalité, ils sont séparés suivant la ligne peu marquée qui passe à 3 millimètres du bord gauche.

FIG. 22. *Melopsitacus undulatus* (Shaw). Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,2. — *a*, face ventrale ; *b*, face dorsale poumon droit).

FIG. 23. *Garrulus glandarius* (L.). Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,8. — *a*, face ventrale ; *b*, face dorsale (poumon gauche). Sur l'angle inférieur et latéral de la figure *a*, on voit très facilement les bronches récurrentes du sac abdominale.

FIG. 25. *Passer domesticus* (Brisson). Poumon droit, face ventrale. Injection métallique (Wood). — Gr. = 1 × 2.

FIG. 26. *Ligurinus chloris* (L.). Poumons et sacs aériens vus par la face gauche. Injection métallique (Darcet). Gr. = 1 × 2.

FIG. 27. *Saxicola œnanthe* (L.). Poumons et sacs aériens vus par la face droite. Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,5.— Les impressions costales sont bien accentuées sur le sac diaphragmatique postérieur et sur l'abdominal. De ce dernier partent des bronches récurrentes qui s'insèrent au niveau de l'avant-dernière empreinte costale ; les bronches récurrentes du sac diaphragmatique postérieur sont placées beaucoup plus en avant, sur le sillon costal le plus antérieur.

FIG. 28. *Cypselus apus* (L.). Poumons et sacs aériens vus par la face droite. Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,5. — On voit nettement ici les bronches du sac abdominal, malgré une cassure transversale sur leur tronc et les bronches récurrentes du sac diaphragmatique postérieur peu éloignées des précédentes.

PLANCHE XX

FIG. 29. *Larus ridibundus* (L.). Injection métallique (Wood). Gr. = 1 × 1,2. — *a*, face ventrale. *b*, face dorsale (poumon gauche). Au niveau de la lettre *b*, se voient bien les bronches récurrentes du sac diaphragmatique postérieur.

FIG. 30. *Anas boschas* (L.). Poumon droit, face ventrale. Injection métallique (Wood). Gr. nat. Du côté latéral, sur la pente caudale, la partie superficielle du moulage a été détruite et on aperçoit les parabronches profondes.

FIG. 31. *Anas boschas* (L.). Poumon droit, face dorsale. Injection métallique (Wood). Gr. nat. Sur l'angle inférieur droit on voit très bien les bronches récurrentes du saç abdominal.

FIG. 32. Métis de Canard domestique. Poumon gauche face ventrale. Injection métallique (Darcet). Gr. nat.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
5e Série, Tome IX, p. 373 à 499, pl. XXI et XXII
20 Février 1912

CONTRIBUTIONS A L'ÉTUDE DE LA DIGESTION INTRACELLULAIRE CHEZ LES PROTOZOAIRES

PAR

S. MÉTALNIKOW

Laboratoire Biologique de Saint-Pétersbourg

TABLE DES MATIÈRES

Introduction ... 373
I. Méthodes de recherches ... 380
II. Processus de formation des vacuoles et les parcours qu'elles suivent à l'intérieur du corps des infusoires ... 384
III. Les infusoires absorbent-ils indifféremment de la même façon toutes les parcelles qu'ils peuvent rencontrer dans leur milieu externe ? ... 390
IV. Vitesse de la formation et de la circulation des vacuoles digestives ... 402
V. Action du milieu sur la formation des vacuoles digestives ... 418
VI. Action de la température sur la formation des vacuoles digestives ... 431
VII. Choix de la nourriture ... 434
VIII. Les infusoires sont-ils capables d'apprendre à choisir leur nourriture ? ... 443
IX. Comment et en quel milieu s'accomplit la digestion chez les infusoires ... 464
X. Réflexes conditionnels chez les infusoires ... 485
XI. Conclusions générales ... 494

INTRODUCTION

Chez la plupart des animaux, la digestion s'accomplit à l'intérieur de certains organes dont les parois sont formées de tissus différenciés ; c'est à l'intérieur de ces organes que la nourriture est soumise à l'action des sucs digestifs qui contien-

nent différents ferments capables de solubiliser les substances nutritives, en particulier les substances albuminoïdes. La digestion de ce genre s'appelle *digestion extracellulaire* ; elle est actuellement très bien étudiée, surtout grâce aux travaux de Pawlow et de ses élèves qui ont réussi à obtenir purs les sucs digestifs des différentes portions du tractus intestinal et à observer leur action in-vitro.

Non moins répandu dans le règne animal est un autre genre de digestion qui s'appelle *digestion intracellulaire* et qui s'accomplit à l'intérieur d'une même cellule. Un exemple classique de ce mode de digestion nous est présenté par les Protozoaires et par les Cœlentérés. Tous les Métazoaires, en outre, les Invertébrés aussi bien que les Vertébrés, possèdent des cellules particulières, qui conservent continuellement leur faculté de digestion intracellulaire ; ces cellules appelées phagocytes englobent les bactéries et les différents corps étrangers qui peuvent se rencontrer dans le sang. On sait quel rôle jouent les phagocytes dans l'immunité de l'organisme. La théorie de Metschnikoff est admise actuellement par tout le monde, surtout après les travaux récents de Wright et d'autres auteurs qui ont étudié en détail la phagocytose in-vitro. Même les savants partisans de la théorie humorale de l'immunité selon laquelle ce ne sont pas les phagocytes, mais les différentes humeurs de l'organisme qui jouent le rôle principal dans la lutte de l'organisme contre les bactéries, admettent actuellement que les aléxines et toutes les autres substances bactéricides sont fournies au sang par les globules blancs ou par les organes hématopoiétiques. Il y a des raisons de croire que toutes ces substances bactéricides ne sont autre chose que les différents ferments spécifiques de la digestion intracellulaire des phagocytes.

Si nous introduisons dans un organisme des bacilles du choléra, nous obtiendrons un sérum qui tuera les bacilles du choléra ; ou bien si au lieu des bactéries, nous injectons à un animal des globules rouges d'un autre animal ou des sperma-

tozoïdes, ces éléments seront englobés et digérés par les phagocytes, et à la fin de ces processus, nous trouverons dans le sang des substances qui dissolvent les globules rouges et immobilisent les spermatozoïdes.

De ces expériences, nous pouvons déjà conclure que les cellules vivantes qui produisent ces différentes substances toxiques sont capables de s'adapter à leur nourriture et de varier à l'infini les propriétés de leurs sucs digestifs. Cela est d'autant plus probable que même le tube digestif des animaux supérieurs peut s'adapter à la nourriture et varier les propriétés de ses sucs digestifs, comme cela résulte des travaux sortis du laboratoire de M. le Prof. Pawlow.

On voit déjà le grand intérêt que doit présenter l'étude de la digestion intracellulaire. Comment se passent les processus de digestion à l'intérieur des cellules capables d'englober les éléments nutritifs ? Ces cellules possèdent-elles des ferments analogues à ceux du tube digestif des animaux supérieurs ? Quelles conditions peuvent influencer les processus de la digestion intracellulaire ? Les cellules sont-elles capables de choisir leur nourriture et de distinguer ce qui leur convient de ce qui est indigeste ou toxique ?

Voilà les questions qui présentent un grand intérêt pratique et théorique.

Certains Protozoaires, en particulier les Ciliés, présentent un matériel très commode pour l'étude de toutes ces questions.

Certains auteurs ont signalé depuis longtemps qu'il se fait une véritable digestion des substances albuminoïdes à l'intérieur des vacuoles digestives des Protozoaires. Ces vacuoles renferment donc un ferment protéolytique ; il faut en établir la nature et les propriétés. On sait que les ferments sont surtout caractérisés par les conditions dans lesquelles ils peuvent agir et par les produits dont ils provoquent la formation. La pepsine solubilise les substances albuminoïdes en milieu acide et les transforme en peptones ; la tripsyne agit en milieu neutre ou alcalin, son action aboutit à la formation non seulement des

peptones, mais même de produits plus simples, par exemple de la lécithine et de la thyrosine. Ainsi, la propriété la plus caractéristique de ces ferments est la réaction du milieu dans lequel ils agissent. Etablir la réaction du milieu dans lequel agit un ferment protéolytique, c'est presque en déterminer la nature. Voilà pourquoi de nombreux observateurs, qui se sont occupés de l'étude de la digestion intracellulaire, se sont efforcés surtout d'établir la réaction des vacuoles nutritives pendant la digestion des substances albuminoïdes. A cet effet, on faisait absorber par les infusoires différentes matières colorées pouvant indiquer par la variation de leur teinte, la réaction du milieu. Engelmann (**1878**) donnait à manger aux infusoires des graines de tournesol qui prenaient une teinte rouge à l'intérieur des vacuoles digestives, c'est-à-dire indiquaient leur réaction acide. Meisner (**1888**) est arrivé aux mêmes résultats. Metschnikoff a étudié avec plus de détails encore cette question ; il a constaté également que les vacuoles nutritives ont une réaction acide. Ces observations paraissaient être en désaccord avec ce fait que le protoplasme est nettement alcalin. Metschnikoff (**1889**) a montré le premier que l'acidité des vacuoles digestives n'a rien de commun avec la réaction du protoplasme. Il a, en effet, observé que les grains de tournesol englobés par le plasmode des Myxomycètes deviennent rouges à l'intérieur des vacuoles nutritives, mais on n'a qu'à écraser sous une lamelle ce plasmode et immédiatement ces grains bleuissent grâce à l'alcalinité du protoplasme.

Les vacuoles digestives des phagocytes ont également d'après Metschnikoff une réaction acide. Il introduisait par friction des grains de tournesol dans une incision faite dans la peau de la queue de jeunes tritons. Les leucocytes y affluent en grand nombre et englobent les grains de tournesol qui deviennent rouges à l'intérieur de leurs vacuoles digestives, indiquant par là leur réaction acide.

Après Metschnikoff l'étude de la digestion intracellulaire a été reprise par Le Dantec (**1890**) qui faisait absorber aux

infusoires de l'alizarine ; cet auteur a trouvé également que chez les Protozoaires la digestion s'accomplit dans un milieu acide.

Mais les travaux de GREENWOOD et de SANNDERS (1899) présentent pour nous un intérêt tout particulier, car ces auteurs ont les premiers essayé de rattacher la question de la digestion intracellulaire des substances albuminoïdes à celle de la réaction des vacuoles digestives. Ils ont démontré que les substances albuminoïdes ne sont jamais digérées dans les vacuoles à réaction acide ; cette digestion ne commence qu'après que le milieu des vacuoles est devenu neutre. CELAKOVSKY a fait des expériences analogues sur les Myxomycètes ; il a observé la digestion des substances albuminoïdes aussi bien dans les vacuoles à réaction acide que dans les vacuoles à réaction neutre.

Les résultats de GREENWOOD ont suggéré à HEMMETER (1896) cette supposition que la réaction acide des vacuoles digestives des Protozoaires sert à tuer les microorganismes dont ces animaux se nourrissent. Il a vérifié cette supposition sur les plasmodes des Myxomycètes. Si l'on place ces plasmodes dans un milieu stérile dépourvu de bactéries et si l'on ajoute à ce milieu de l'ovalbumine sèche ou des grains d'aleurone colorés par un indicateur que ces plasmodes englobent, on n'observe guère de réaction acide à l'intérieur des vacuoles digestives.

Il y a plusieurs années (1903), j'ai fait mes premières observations sur la digestion chez les Ciliés. En leur faisant avaler différents indicateurs en poudre, j'ai observé que leurs vacuoles digestives présentaient successivement deux réactions différentes ; tout d'abord on observe à leur intérieur une réaction acide qui ne dure ordinairement que quelques minutes, ensuite celle-ci est remplacée par une réaction alcaline qui dure jusqu'à la fin de la digestion, c'est-à-dire jusqu'à l'expulsion au dehors du contenu de la vacuole. J'ai remarqué alors l'analogie frappante que présente le processus de digestion chez les Infusoires avec celui des Vertébrés chez lesquels également, la réaction

alcaline succède à la réaction acide. Déjà cette seule circonstance que cette succession de deux réactions différentes se rencontre chez des animaux aussi éloignés les uns des autres que le sont les Protozoaires et les Vertébrés, nous indique que cette succession doit avoir une grande importance.

Il faut remarquer qu'il est très difficile de suivre longtemps chez les Infusoires vivants une même vacuole digestive. Ce qui est surtout très difficile c'est d'observer les changements subis par le bol alimentaire dans la vacuole digestive. Il est difficile et même presque impossible de déterminer si ce bol subit une digestion partielle en milieu acide, c'est-à-dire au début même du processus digestif. Dans la plupart de cas, la vacuole diminue de volume pendant cette période, c'est ce qui indique qu'il se fait à ce moment une absorption de certaines parties liquides du contenu de la vacuole. S'il en est ainsi, il faut admettre que certaines parties du bol alimentaire sont déjà digérées alors que la vacuole possède encore la réaction acide.

Il est un peu plus facile de suivre les changements du bol alimentaire pendant le second stade de la digestion qui se passe en milieu alcalin et qui dure bien plus longtemps que le premier ; les altérations du bol alimentaire sont en outre beaucoup plus nettes pendant ce période. C'est probablement grâce à cette dernière circonstance que certains auteurs croient que chez les Infusoires Ciliés la digestion ne s'accomplit qu'en milieu alcalin.

E. Nierenstein (1905) a publié un grand travail circonstancié où il étudie en détail la digestion chez les Infusoires ; il a fait quelques nouvelles expériences à ce sujet. Il donnait à manger aux Ciliés des substances albuminoïdes mélangées de différents indicateurs et il a suivi pas à pas les modifications d'aspect des vacuoles nutritives pendant la digestion et il est arrivé à cette conclusion que la réaction acide des vacuoles nutritives n'a aucun rapport avec la digestion des substances albuminoïdes qui ne s'accomplit qu'en milieu alcalin.

« Während der ganzen Zeit wo die Nahrungsvacuole sauer

reagiert, findet keine sichtbare Veränderung der Dotterkörner statt ; erst nach dem Eintritte alcalischer Reaction beginnt die Verdauung der Dotterkörner und erfolgt zum Schlusse in einem alkalischem Medium ».

En vérifiant le travail de Hemmerter, Nierenstein a constaté que les vacuoles digestives présentent toujours au début une réaction acide même si les Ciliés se trouvent dans un milieu stérile, dépourvu de bactéries, et ne sont nourris qu'avec du blanc ou du jaune d'œuf. La signification de la réaction acide des vacuoles nutritives reste ainsi non éclaircie.

Une autre question intéressante qui mérite un examen très minutieux, c'est de savoir si les Infusoires sont capables de choisir leur nourriture. La plupart des observateurs qui se sont occupés de la physiologie des Protozoaires croient que certains Infusoires, comme le *Paramecium* qui avale ordinairement tout ce qu'il rencontre, sont dépourvus de la faculté de choisir leur nourriture. Même un observateur des Protozoaires aussi perspicace que l'est Jennings, ayant constaté que les Infusoires avalent des grains de carmin ou d'autres substances indigestes ou toxiques, a cru pouvoir en conclure que les Ciliés ne choisissent pas leur nourriture.

Cependant certains faits que j'ai eu l'occasion d'observer il y a à peu près dix ans, établissent avec certitude que les Infusoires sont capables de choisir leur nourriture et que l'opinion contraire qui est généralement répandue et qui ne leur attribue pas cette propriété est dépourvue de raisons d'être. Pour nier l'existence de la faculté du choix de la nourriture chez les Infusoires, on s'appuie principalement sur ce fait que les Ciliés peuvent avaler non seulement des substances indigestes mais même des substances toxiques.

« Dans ce cas-là, dit Schæffer (**1910**), qui vient de publier un très intéressant travail à ce sujet, si nous voyons un cheval ronger une barrière, nous devrions conclure que les chevaux ne sont pas capables de choisir leur nourriture ».

Même les animaux supérieurs, même l'homme chez lequel la

faculté de choisir la nourriture est très développée, peuvent avaler des substances préjudiciables à leur santé. Cela n'arrive rarement que parce que dans ce cas-là la faculté du choix de la nourriture est étroitement liée avec une autre faculté dont sont doués les animaux supérieurs ; je parle de la *faculté d'expérience élémentaire,* c'est-à-dire de la faculté d'apprendre à distinguer la nourriture. Si un animal, le Paramécie par exemple, qui n'a ni appareil buccal ni appareil digestif strictement adapté à un genre déterminé de nourriture est néanmoins capable de choisir sa nourriture, il est naturel de supposer qu'il peut comparer, examiner la nourriture et même apprendre à la distinguer.

Il y a une dizaine d'années que j'ai commencé ce travail sur la digestion chez les Infusoires. Je me suis intéressé à cette question surtout parce que je croyais alors que l'immunité des animaux supérieurs et de l'homme est étroitement liée avec les processus de la digestion intracellulaire, comme on peut le conclure de la théorie célèbre de Metschnikoff ; et les lois de cette digestion, pensais-je, doivent être communes pour toutes les cellules vivantes. Voilà pourquoi en m'occupant depuis longtemps de l'étude de l'immunité chez les différents animaux, je n'ai jamais délaissé l'étude de la digestion chez les Infusoires et de temps en temps je suis revenu à ce sujet. A présent, j'ai réussi à ramasser un matériel assez considérable qui concerne surtout les Infusoires et en partie les phagocytes et qui nous permettra, je l'espère, de jeter quelque lumière sur les problèmes de la digestion intracellulaire.

I. Méthodes de recherches.

Comme objet principal de mes études, je me suis servi du Paramécie que l'on peut facilement cultiver dans les laboratoires en grande quantité pendant toutes les saisons de l'année.

Pour obtenir des cultures de Paramécie, j'ai utilisé la vieille méthode indiquée par Balbiani. On prend une petite touffe

de foin ou de feuilles sèches, on l'enveloppe dans un chiffon que l'on met ensuite au fond d'un bocal rempli d'eau ; on y ajoute en même temps quelques gouttes d'une vieille culture de Paramécies. Au bout de quelques jours la nouvelle culture contient une grande quantité de bactéries ; les Paramécies commencent bientôt à y pulluler; ces Infusoires peuvent vivre très longtemps dans ces conditions.

Pour étudier les processus de digestion chez les Paramécies, je prends habituellement dans un verre de montre ou dans un petit tube un peu de cette infusion de foin qui contient des Paramécies et j'y ajoute de l'émulsion d'un indicateur ou d'une substance quelconque. Si l'on donne aux infusoires des substances incolores (des bactéries, de l'albumine, etc.), les vacuoles digestives qui se formeront ensuite seront difficiles à remarquer et à observer. Pour les rendre mieux visibles et pour pouvoir les compter plus facilement j'ai l'habitude d'ajouter à l'infusion une petite quantité d'une faible solution de couleur, par exemple de Congoroth ou de Neutralroth.

Pour étudier la réaction du contenu des vacuoles, j'ajoute à la nourriture de l'indicateur qui peut varier de coloration sous l'action des acides et des alcalis. A cet effet, j'emploie ordinairement deux substances : le Congoroth et l'Alizarine. Sous bien de rapports ces deux couleurs sont supérieures au tournesol. Le Congoroth est surtout remarquable par la différence très marquée de ses teintes qu'il peut présenter selon la réaction du milieu : dans un milieu acide il présente une coloration bleu foncé qui tire presque sur le noir, dans un milieu alcalin il passe au rouge vif. Il n'a qu'un seul inconvénient qui peut être quelquefois avantageux : c'est qu'il n'est sensible qu'à l'action des acides minéraux. Ainsi, si la vacuole qui contient du Congoroth est colorée en bleu foncé, on peut affirmer avec certitude qu'elle renferme un acide minéral. L'Alizarine est également très sensible à l'action des acides et des alcalis ; dans un milieu alcalin elle vire au rouge foncé; les acides, soit minéraux, soit organiques, la font passer au jaune vif.

Si l'on ajoute à la culture d'infusoires de l'émulsion ou de la poudre d'une substance quelconque, les infusoires commencent aussitôt à en absorber avidement. En quelques minutes chaque infusoire forme déjà 2-5 vacuoles digestives qui renferment des parcelles de la substance absorbée. En 30 minutes le nombre des vacuoles est de 10-15 et ce nombre peut ensuite aller jusqu'à 40-50 et même davantage selon la nature de la substance mise à la disposition des infusoires.

L'infusoire est alors littéralement bourrées de vacuoles nutritives. Il est très difficile de suivre le sort et les modifications d'une vacuole déterminée, car les infusoires ne se tiennent pas immobiles à une même place, mais elles se tournent et se déplacent continuellement avec une rapidité assez considérable. Pour obvier à cette difficulté on a proposé d'employer les différentes solutions colloïdales, par exemple : la gélatine, la gomme, etc., qui peuvent retarder les mouvements des infusoires. Statkewitch (**1905**) qui s'est occupé de cette question, recommande de se servir à cet effet de Semen Psylü, Alga Caragahem, etc. Toutes ces substances peuvent en effet retarder les mouvements des infusoires, mais sans doute elles doivent agir aussi sur toutes les autres fonctions vitales de ces animaux. Voilà pourquoi ces substances ne conviennent pas à l'étude des processus physiologiques normaux.

E. Nierenstein (**1905**) conseille de se servir à cet effet des propriétés tygmotactiques des infusoires qui ont été étudiées surtout par Jennings. Cette propriété consiste en ce que les infusoires lorsqu'ils viennent au contact d'un objet solide (par exemple d'une fibre végétale, d'un morceau de nourriture, d'un amas de bactéries) s'arrêtent alors sur place et restent ainsi immobiles pendant un temps assez long. Lorsque les infusoires se trouvent en cet état, ils sont très commodes pour l'observation. Mais malheureusement, on ne peut pas observer cet état aussi souvent que l'exige la marche des expériences ; ensuite, ce qui est plus important, c'est qu'on est alors obligé de se contenter de l'infusoire qui se trouve en cet état tygma-

tactique et non de celui qui serait le plus intéressant à observer. J'ai employé toujours pour ces raisons, un autre mode d'observation. Je choisis, au moyen d'une loupe l'infusoire le plus commode à observer, c'est-à-dire celui qui a les vacuoles les plus nettes, et au moyen d'un tube capillaire en verre je le place sur une lame dans une petite goutte d'eau. Cette goutte d'eau doit être assez petite pour qu'on puisse la voir tout entière à l'aide d'une loupe binoculaire ou d'un microscope à faible grossissement et suivre facilement l'infusoire malgré tous ses mouvements et tous les changements d'aspect qui peuvent se produire. Pour que cette goutte d'eau ne s'évapore pas, j'ajoute de temps en temps un peu d'eau au moyen d'un tube capillaire. Le mieux est encore de mettre cette goutte sur une lamelle, de renverser cette lamelle sur une lame à concavité et d'examiner ensuite l'infusoire en goutte suspendue ; on préserve cette goutte de l'évaporation en enduisant de vaseline les bords de la lamelle.

Ce qui empêche, en outre, beaucoup de suivre les modifications d'une même vacuole, c'est que les vacuoles se forment dans le corps de l'infusoire en un nombre assez considérable et qu'elles sont très semblables l'une à l'autre.

Pour éviter cette difficulté, je procède de la façon suivante : je mets dans un verre de montre quelques gouttes de culture d'infusoires et j'y ajoute de la substance examinée, réduite en poudre très fine (quelquefois du mélange de différentes substances). Les infusoires restent ainsi 5-10 minutes ; pendant ce temps il se forme dans leur corps 2-5 vacuoles ; je choisis ensuite à l'aide d'une loupe quelques infusoires qui ont les vacuoles les plus nettes et avec un tube capillaire je les transporte dans l'eau pure ; ceci est nécessaire pour faire cesser la formation ultérieure des vacuoles. Les infusoires sont ensuite mis dans une petite goutte d'eau suspendue et sont ainsi observés. De cette façon on peut suivre une même vacuole depuis le moment de sa formation jusqu'à son expulsion et étudier les changements d'aspect et de situation par lesquels elle peut passer pendant ce temps.

II. Processus de formation des vacuoles et le parcours qu'elles suivent à l'intérieur du corps des infusoires.

Je ne m'arrêterai pas en détail sur cette question qui a été étudiée à fond par BÜTSCHLI (1889) et par NIERENSTEIN (1905) plus récemment. Je veux indiquer seulement l'insuffisance de certaines explications des processus de la formation des vacuoles et de leur circulation, adoptées par la plupart des naturalistes.

Voici comment BÜTSCHLI décrit le processus de formation des vacuoles : « Der durch die Schlundbewimperung resp. die adorale Spirale erregte und gewohnlich ununterbrochene fortdauernde Wasserstrom dringt durch Mund und Schlund ein und strömt aus dem Schlundende ins Endoplasma. Da das dem Schlunde entströmende Wasser sich nicht mit dem Endoplasma mischt hängt es sich am Schlundende in Endoplasma als ein Tropfen an, welcher die Nahrungskörperchen umschliesst. Der Tropfen steht natürlich mit dem zuströmenden Wasser des Schlundes in Kontinuität. Der Vorgang entspricht zweifellos dem, was sich eueigen wird, wenn ein Flussigkeitstrom langsam aus einem engen Rohr in eine dichtflüssige Masse (Endoplasma) eindringt. Durch Fortgesetzten Zustrom von Wasser und suspendirten Nahrungskörperchen schwillt der Tropfen (Nahrungsvacuole) langsamer oder schneller bis zu einem gewissen für die verschiedenen Formen zimlich konstanten Volum an. Nachdem er dies erreicht, nimmt dann eine durchaus kugelige Form an und wird im Endoplasma lagsamer oder rascher fortgeführt ».

DELAGE et HÉROUARD, LANG, SCHEWIAKOFF etc. se représentent d'une façon analogue le processus de formation des vacuoles. NIERENSTEIN décrit d'une manière un peu différente la formation des vacuoles digestives. D'après lui, la vacuole se forme à la base du pharynx par une invagination propre de l'endoplasme qui se remplit aussitôt d'eau et des parcelles alimentaires qui ont passé par l'orifice buccal et par le pharynx.

La vacuole ainsi formée est munie d'une mince membrane produite par l'action de l'eau sur l'endoplasme. La vacuole se détache ensuite du pharynx, elle est pour ainsi dire arrachée et entraînée par le mouvement de l'endoplasme. Elle change souvent de forme à ce moment; d'arrondie qu'elle était auparavant, elle devient allongée, souvent même pointue ou effilée à l'une de ses extrémités. La vacuole nutritive après s'être ainsi détachée du pharynx descend vers l'extrémité postérieure du corps de l'infusoire et continue ensuite à se déplacer lentement jusqu'à ce qu'elle ne soit expulsée dehors par un orifice particulier qui se trouve un peu en arrière de l'orifice buccal et du pharynx (fig. 1). Pendant cette migration de la vacuole, il se passe à son intérieur tout une série de processus qui aboutissent à la digestion des parties assimilables du bol alimentaire.

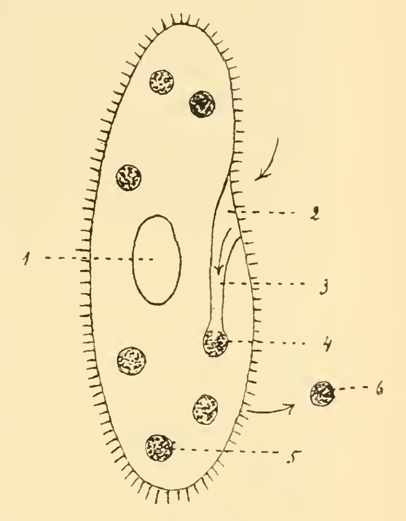


Fig. I. *Paramæcium*. Formation des vacuoles digestives. 1° le noyau; 2° la bouche; 3° pharynx; 4° formation de la vacuole; 5° vacuole digestive; 6° vacuole digestive rejetée.

Et Bütschli et Nierenstein interprêtent le processus de formation de la vacuole digestive comme un simple processus mécanique qui dépend exclusivement du mouvement des cils ou de l'invagination de l'endoplasme. Lorsque la vacuole atteint une certaine taille, elle est d'après Bütschli pour ainsi dire mécaniquement détachée du pharynx par le mouvement de l'endoplasme et est ensuite transportée passivement par lui. Mais ce processus est loin d'être aussi simple et aussi facile à comprendre surtout en ce qui concerne le début même de la formation de la vacuole. Pourquoi dans certains cas, le mouvement des cils combiné à celui de l'endoplasme suffit à produire une vacuole et pourquoi dans d'autres cas ces vacuoles ne se forment pas malgré la persistance de ces deux sortes de mouve-

ment ? J'ai eu souvent l'occasion d'observer les infusoires qui ne formaient durant plusieurs heures aucune vacuole quoique le mouvement de leur cils et tout leur aspect ne présentaient rien d'anormal. Souvent ces infusoires ne formaient pas des vacuoles si on leur donnait des grains du carmin, mais on n'avait qu'à mettre à leur disposition de la sépia ou de l'albumine colorée qu'aussitôt commençaient l'invagination de l'endoplasme et la formation des vacuoles. Enfin, les dimensions de la vacuole et la façon dont elle se remplit varient beaucoup. Si la séparation de la vacuole du pharynx n'était due qu'à cette circonstance que la vacuole, une fois les dimensions définitives acquises, serait arrachée par le courant du protoplasme (comme le pense BÜTSCHLI), toutes les vacuoles devraient avoir à peu près les mêmes dimensions. En réalité, cela n'a pas lieu. Ordinairement toutes les fois qu'on ajoute à la culture des infusoires une substance bien nourrissante (par exemple des bactéries, du lait, etc.) les infusoires en absorbent avec une grande avidité et la première vacuole qui se forme alors atteint des dimensions colossales (fig. 2). Cette vacuole est tellement grande que c'est à peine si elle peut se déplacer dans le corps de l'infusoire. Néanmoins cette vacuole reste longtemps à l'intérieur de l'infusoire. Son mode d'expulsion diffère aussi du mode normal. Au lieu d'être rejetée d'un seul jet par l'orifice anal, elle est expulsée partiellement à plusieurs reprises. La formation de ces grandes vacuoles est souvent accompagnée de celle de petites vacuoles. D'autre part, dans certains cas, la vacuole est toute bourrée de grains colorés ou de parcelles alimentaires, et quelquefois la vacuole ne renferme que 2-3 grains de matière colorée quoique il y en ait beaucoup dans le milieu externe. La formation des vacuoles comme nous le verrons ultérieure-

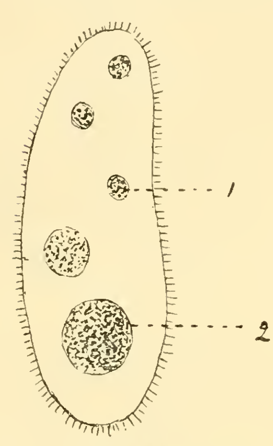


FIG. II. *Paramœcium.* 1° vacuoles digest. normales ; 2° vacuoles géantes.

ment est très influencée par de nombreuses conditions internes et externes, en particulier par le degré de l'état de rassasiement ou de famine de l'infusoire. Ainsi on comprend bien à présent que la formation des vacuoles et leur séparation du pharynx sont déterminées et réglées non seulement par des agents mécaniques, c'est-à-dire par le mouvement des cils, par le courant d'eau qui circule dans le pharynx etc., mais encore par certains facteurs internes. Cela est tout à fait analogue à ce qui se passe chez l'homme et chez d'autres animaux qui prennent, mâchent et avalent la nourriture non seulement par ce qu'ils possèdent des appareils mécaniques adaptés à ces fonctions, mais encore parce que la mise en marche de ces appareils est dirigée et réglée par certains facteurs internes.

De même on ne peut expliquer la circulation des vacuoles à l'intérieur du corps de l'infusoire en disant qu'elles sont entraînées passivement par les mouvements du protoplasme. Cette circonstance a déjà attiré l'attention de Nierenstein ; il écrit : « Man begegnet gewöhnlich du Angabe, dass die Nahrungsvacuolen in ihren Bahn ziemlich genau der Plasmaströmung folgen, d. h. von Hienterende des Tieres längs des linken Seiterandes zum Vorderende gelangen, von da längs des rechten Kerperrandes zum Anfangspunkte züruckkhren u. s. w. Untersucht man je doch eine grosse Anzahl von Tieren unter Bedingungen die den natürlichen möglichst nahe kommen, so gelangt man sehr bald zur Uberzeugung, dass sich das geschilderte Verhalten nur selten findet und das in dem Regel die von der Nahrungsvacuole eingeschlagene Bahn sich anders darstellt ».

D'après Nierenstein la vacuole nutritive après s'être détachée du pharynx descend vers l'extrémité postérieure de l'infusoire, d'où elle remonte ordinairement vers l'avant jusqu'au milieu du corps à peu près, en longeant le côté droit de l'infusoire, ensuite la vacuole retourne brusquement et redescend en arrière jusqu'à l'endroit de la formation des vacuoles. Ayant décrit ainsi un petit cercle, la vacuole s'arrête pour

quelques moments. Son parcours ultérieur est variable. Quelquefois après être restée ainsi quelque temps dans la région rétronucléaire, elle est expulsée au dehors ; plus souvent la vacuole remonte en avant vers l'extrémité antérieure de l'infusoire, redescend ensuite en arrière et décrit ainsi un grand cercle. Elle s'arrête de nouveau dans la région rétronucléaire et est ensuite expulsée. Quelquefois la vacuole peut décrire ainsi plusieurs grands cercles avant d'être rejetée.

En vérifiant les observations de NIERENSTEIN, j'ai remarqué que la voie parcourue par la vacuole digestive à l'intérieur du corps de l'infusoire est loin de correspondre toujours au schéma indiqué par NIERENSTEIN. Très souvent les dimensions de la vacuole sont si grandes qu'elle ne peut décrire des cercles et elle ne fait alors que se déplacer dans un sens soit en avant soit en arrière. Dans la plupart des cas la vacuole qui vient de se détacher du pharynx ou bien se tient quelque temps sur place dans la région appelée rétronucléaire qui se trouve en arrière du macronucléus, ou bien se déplace tantôt en avant tantôt en arrière, sans remonter cependant dans la région qui se trouve en avant du macronucléus et décrit ainsi des cercles réguliers. Ensuite tantôt la vacuole est expulsée au dehors, tantôt elle remonte vers l'extrémité antérieure dans la région située en avant du macronucléus. La vacuole s'arrête souvent là, pour un temps plus ou moins long et redescend ensuite lentement dans la région rétronucléaire vers l'endroit de la formation des vacuoles. Elle s'arrête là de nouveau pour quelques moments et est enfin rejetée au dehors. (Fig. III.)

Il est intéressant de constater que la voie parcourue par la vacuole à l'intérieur du corps infusorial, ses arrêts à certains points déterminés, le temps qui s'écoule entre le moment de la formation de la vacuole et celui de son expulsion sont sujets à de très grandes variations et ne représentent rien de constant, de rigoureusement déterminé. Chaque vacuole a pour ainsi dire sa propre individualité. Les unes se déplacent plus lentement, les autres plus rapidement, les unes se tiennent

immobiles pendant un certain temps dans certains points du corps, les autres ne s'arrêtent guère nulle part ; les unes parcourent leur voie assez rapidement, en 20-30 minutes, les autres circulent quelques heures dans le corps de l'infusoire.

Déjà ces seuls faits nous indiquent qu'on ne peut expliquer la circulation des vacuoles par leur transport passif par l'endoplasme. S'il en était ainsi, toutes les vacuoles devraient avoir un même parcours et l'accomplir en même temps. Quels facteurs peuvent alors avoir de l'influence sur les processus de la formation des vacuoles et de leur circulation à l'intérieur du corps de l'infusoire ? Quels sont les agents qui peuvent augmenter l'intensité des processus de formation des vacuoles digestives ? quels sont ceux qui peuvent la diminuer ? quels sont les agents qui peuvent accélérer ou ralentir la circulation des vacuoles et quels sont ceux qui peuvent rendre plus long ou plus court le séjour des vacuoles à l'intérieur du corps de l'infusoire ? Quelle influence peut exercer sur ces processus la nature des corps englobés par la vacuole digestive, quelle part en revient à l'action du milieu externe et à certains autres facteurs ? Voilà les questions que je me suis posées pour l'étude de la digestion intracellulaire. Ces questions me paraissent d'autant plus intéressantes à résoudre que la formation des vacuoles, leur migration et leur expulsion peuvent être observées chez tous les Protozoaires et chez toutes les autres cellules qui se nourrissent de la même façon que les Infusoires.

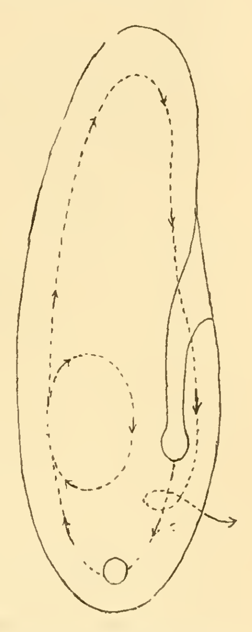


FIG. III. — Le parcours des vacuoles nutritives à l'intérieur des infusoires.

III. Les infusoires absorbent-ils indifféremmént de la même façon toutes les parcelles qu'ils peuvent rencontrer dans léur milieu externe?

Il fallait avant tout étudier si les Infusoires absorbent de la même façon toutes les parcelles suspendues dans l'eau et examiner comment agit la nature de ces parcelles sur le mode de formation des vacuoles, sur leur nombre et sur leurs dimensions, sur la rapidité avec laquelle elles accomplissent leur parcours à l'intérieur du corps de l'infusoire, etc.

On sait que les Paramécies absorbent facilement tous les corps suffisamment petits qui peuvent se rencontrer dans le milieu habité par eux, que ce soient des bactéries, de petits infusoires, des grains de couleur ou différentes substances, même des substances indigestes ou toxiques. Donc on n'a qu'à ajouter à la culture des infusoires une substance en poudre pour pouvoir observer l'absorption de cette substance par les Infusoires et la formation des vacuoles digestives. Celui qui a eu l'occasion de faire de semblables expériences sur les Infusoires sait très bien qu'ils forment des vacuoles avec des vitesses différentes. Tandis que certains Infusoires peuvent former 10-15 vacuoles pendant 20-30 minutes, d'autres n'en forment en même temps que 8-10 quoiqu'ils proviennent de la même culture et se trouvent dans les mêmes conditions que les premiers.

Voilà pourquoi pour pouvoir établir le degré de l'intensité avec laquelle les infusoires absorbent la substance suspendue dans l'eau, si le milieu externe et toutes les autres conditions restent constants, il ne faut se borner à l'examen d'un seul infusoire, mais il est nécessaire de faire plusieurs observations et d'en déduire une moyenne. J'ai effectué mes expériences et j'ai déduit cette moyenne de la façon suivante. On prend quelques gouttes d'infusion de foin qui renferme des infusoires, on y ajoute de la substance examinée réduite en poudre

très fine, par exemple du carmin bien trituré. On laisse ainsi les infusoires pendant 30 minutes, on prend ensuite une goutte de ces infusoires, on la met sur une lame et on fixe ensuite les infusoires par les vapeurs de l'acide osmique pour tuer simultanément tous les infusoires et interrompre ainsi la formation des vacuoles. On compte ensuite chez 20 infusoires le nombre des vacuoles formées, on divise le total par vingt. On détermine ainsi combien de vacuoles carminées chaque infusoire a formé en moyenne en 30 minutes dans les conditions déterminées du milieu, de la température, etc. L'expérience m'a montré que cette moyenne déduite de 20 observations présente un nombre assez constant. Pour en donner un exemple je citerai une de mes expériences.

Je pris une certaine quantité de la culture E des Paramécies et j'en distribuai des portions égales dans 5 verres de montre ; j'ajoutai ensuite dans chaque portion de l'émulsion de carmin ; après 30 minutes, je tuai tous les infusoires par les vapeurs de l'acide osmique et je comptai le nombre des vacuoles formées chez 20 Infusoires pris successivement dans chaque verre de montre.

J'obtins les résultats suivants :

I	10, 10, 5, 9, 6, 11, 10, 9, 13, 7 9, 7, 6, 9, 10, 8, 14, 12, 6, 4	Le nombre total des vacuoles formées chez 20 infusoires de la première portion fut de 182 ; en le divisant par 20, nous avons la moyenne qui est de 9,1.
II	11, 8, 9, 12, 12, 12, 10, 6, 8, 10 9, 7, 10, 7, 8, 9, 8, 11, 8, 12	186 : 20 = 9,3.
III	7, 11, 10, 17, 9, 9, 12, 7, 6, 11 8, 11, 7, 10, 8, 9, 11, 7, 7, 12	185 : 20 = 9,2.
IV	9, 14, 5, 7, 13, 7, 9, 11, 4, 7 14, 7, 8, 8, 12, 10, 6, 10, 7, 9	171 : 20 = 8,8.
V	8, 13, 6, 9, 7, 8, 9, 7, 14, 8 7, 16, 6, 7, 12, 9, 8, 11, 10, 8	183 : 20 = 9,1.

Ainsi, dans toutes les 5 portions, les infusoires ont formé en moyenne le même nombre de vacuoles digestives quoique chez les infusoires pris individuellement ce nombre a varié considérablement (de 6 à 16).

Si j'avais pris 50 infusoires au lieu de 20 et si j'avais ensuite déduit la moyenne, cette moyenne aurait été encore plus constante.

Examinons maintenant si les infusoires absorbent de la même façon les différentes substances mises à leur disposition, que ce soient des substances alimentaires ou non. Mais avant d'aborder cette question, il est nécessaire d'établir si la formation des vacuoles dépend de la densité de l'émulsion que l'on offre aux infusoires ; c'est-à-dire qu'il faut examiner si la rapidité de la formation des vacuoles dépend du nombre des parcelles de la substance examinée suspendues dans l'eau. Pour élucider cette question, j'ai fait l'expérience suivante. On prend quelques infusoires et on les place dans une infusion de foin stérilisée et complètement pure, ne contenant ni bactéries ni aucune parcelle solide. On laisse là les infusoires pendant 30 minutes et on compte ensuite le nombre des vacuoles formées. Ordinairement aucune vacuole ne se forme dans ces conditions. Mais on n'a qu'à y ajouter une petite quantité de bactéries ou de grains de carmin qu'aussitôt les vacuoles commencent à se former. Il est donc évident que pour que les vacuoles se forment, il faut que le milieu externe renferme des parcelles solides qui exercent sur les infusoires une certaine excitation ou stimulation. Pour déterminer comment la densité de l'émulsion peut influencer l'intensité de la formation des vacuoles, je pris plusieurs portions égales de culture d'infusoires et à chacune de ces portions j'ajoutai des doses de plus en plus fortes d'émulsion de carmin. Je pris ainsi 5 portions de 5 gouttes chacune de culture d'infusoires ; à la première de ces portions, j'ajoutai 4 gouttes d'infusion de foin pure et 1 goutte d'émulsion de carmin préparée avec du carmin bien trituré. En trente minutes les infusoires formèrent le nombre suivant de vacuoles :

I 13, 21, 19, 26, 16, 11, 19, 14, 17, 9
20, 12, 19, 16, 17, 14, 19, 22, 20, 11 } 335 : 20 = 16,7.

A la deuxième portion j'ajoutai 3 gouttes d'infusion de foin

pure et 2 gouttes d'émulsion de carmin. Les infusoires formèrent le nombre suivant de vacuoles :

II
18, 17, 24, 13, 11, 15, 22, 18, 18, 15
19, 12, 18, 17, 20, 23, 19, 16, 13. 16 } 342 : 20 = 17,1.

5 gouttes de culture d'infusoires + 2 gouttes d'infusion de foin + 3 gouttes d'émulsion de carmin :

III
21, 14, 11, 19, 18, 15, 22, 19, 17, 16
20, 18, 10, 22, 19, 16, 15, 18, 19, 15 } 336 : 20 = 16,8.

5 gouttes de culture d'infusoires + 1 goutte d'infusion de foin + 4 gouttes d'émulsion de carmin :

IV
14, 20, 18, 22, 19, 15, 16, 21, 12, 15
19, 19, 18, 16, 17, 14, 18, 21, 17, 18 } 399 : 20 = 17,4.

A la 5e portion j'ajoutai de l'émulsion très épaisse de carmin. Le nombre des vacuoles produites par les infusoires fut le suivant :

V
11, 18, 13, 19, 21, 19, 10, 16, 19, 11
16, 14, 18, 12, 14, 20, 13, 19, 17, 13 } 315 : 20 = 15,7.

Cette expérience nous montre que les infusoires forment à peu près le même nombre de vacuoles digestives même si le nombre de grains de carmin suspendus dans l'eau varie considérablement. Ce n'est que dans la dernière portion où j'ajoutai de l'émulsion trop épaisse que le nombre des vacuoles formées fut, malgré mes prévisions, moindre que dans les autres portions. J'obtins les mêmes résultats même quand je donnai aux infusoires d'autres substances que le carmin ; il faut en conclure que la présence d'un trop grand nombre de parcelles solides dans le milieu habité par les infusoires n'est point une circonstance favorable à la formation des vacuoles qui au lieu d'en être favorisée en est au contraire gênée. Celui qui eut l'occasion d'observer les infusoires nager au milieu d'une épaisse émulsion de couleur ou d'une substance alimentaire remarqua certainement que les infusoires sont alors obligés de faire des efforts pour empêcher les parcelles d'affluer en trop grand nombre vers l'orifice buccal. La plupart des parcelles sont alors repoussées par les mouvements des cils péribuccaux et ce n'est que quelques grains qui passent dans le pharynx et provoquent la

formation d'une vacuole. Ainsi plus l'émulsion est épaisse, c'est-à-dire plus grand est le nombre des corpuscules suspendus qu'elle renferme, plus l'infusoire doit dépenser d'énergie pour éviter l'encombrement du pharynx par des parcelles n'en laissant passer que quelques-unes et repoussant les autres.

C'est là qu'il faut chercher l'explication de ce fait que l'infusoire forme moins de vacuoles dans les émulsions trop épaisses que dans celles qui sont moins denses.

J'ai fait des expériences pareilles avec certaines substances alimentaires, par exemple avec des émulsions de jaune d'œuf et avec des émulsions de bactéries.

Je donne ordinairement aux infusoires des bactéries *Proteus* ou *Colli* que je cultive ordinairement sur de l'agar-agar ou sur de la gélatine. Lorsqu'une pellicule blanchâtre se forme à la surface de la culture, je l'enlève doucement au moyen d'un jet d'eau ou d'infusion de foin stérilisée, et j'obtiens ainsi une épaisse émulsion de bactéries.

Pour rendre dans ce cas les vacuoles plus faciles à remarquer j'ai l'habitude d'ajouter à l'émulsion un peu de Congoroth ou de colorer préalablement les bactéries avec de la fuschine; dans ce dernier cas l'excès de la couleur est enlevé au moyen de centrifugation. Les bactéries ainsi colorées sont très commodes pour de semblables expériences sur les infusoires.

Expérience N° 1

I. On ajoute à 5 gouttes de culture d'infusoires 4 gouttes d'infusion de foin stérilisée et filtrée et 1 goutte d'émulsion de *Proteus* colorés. En trente minutes les infusoires ont formé le nombre suivant de vacuoles :

8, 4, 7, 9, 7, 8, 11, 6, 5, 4
5, 8, 3, 6, 5, 5, 4, 5, 3, 7 } 116 — 5,8.

II. 5 gouttes de culture d'infusoires + 3 gouttes d'infusion de foin + 2 gouttes d'émulsion de *Proteus* :

4, 9, 5, 4, 7, 7, 6, 5, 4, 3,
6, 4, 3, 4, 4, 3, 4, 6, 7, 4 } 101 — 5

III. 5 gouttes de culture d'infusoires + 2 gouttes d'infusion de foin + 3 gouttes d'émulsion de *Proteus* :

5, 5, 7, 6, 6, 4, 7, 4, 3, 5 }
4, 5, 4, 7, 3, 5, 5, 4, 4, 5 } 98 — 4,9.

IV. 5 gouttes de culture d'infusoires + 1 goutte d'infusion de foin + 4 gouttes d'émulsion de *Proteus* :

4, 3, 2, 4, 3, 2, 4, 3, 3, 4 }
2, 4, 5, 6, 4, 4, 3, 4, 5, 4 } 73 — 3,6.

Aussi bien que l'expérience précédente, cette dernière nous démontre que le nombre des vacuoles formées pendant 30 minutes ne dépend pas de la consistance de l'émulsion, c'est-à-dire du nombre des corpuscules qu'elle renferme. Les variations du nombre des vacuoles sont plus grandes dans la dernière expérience que dans la première, c'est-à-dire que le nombre des vacuoles formées varie davantage si l'on donne aux infusoires de bactéries au lieu de carmin. Cela s'explique facilement par cette circonstance que, si l'on donne aux infusoires de la substance bien nourrissante, les premières vacuoles qui se forment sont en général énormes, elles sont plusieurs fois plus grandes que les vacuoles normales. Les vacuoles qui se forment ensuite sont de plus en plus petites et ce n'est que dans quelques moments que commencent à se former les vacuoles de dimensions normales. C'est cette formation de vacuoles de dimensions très variées qui doit nous expliquer pourquoi le nombre de vacuoles formées par les infusoires varie davantage si on leur donne des bactéries au lieu de carmin. Il est intéressant de constater que dans ce cas-là aussi les infusoires forment moins de vacuoles, si on leur donne de l'émulsion trop épaisse de bactéries. Cela saute tout de suite aux yeux si l'on compare les nombres des vacuoles formées dans la dernière expérience par les infusoires pris dans différentes portions ; en effet dans la portion IV, le nombre moyen des vacuoles formées n'est que de 3,6, tandis qu'il atteint 5 dans d'autres portions. Des résultats analogues ont été obtenus avec d'autres substances. De toutes ces expériences, nous devons conclure que la forma-

tion des vacuoles ne dépend pas de la consistence de l'émulsion et que ce processus est régi par d'autres circonstances externes ou internes.

Une autre question que nous devons étudier à présent, c'est de savoir si les infusoires absorbent de la même façon différentes substances suspendues dans l'eau. Si les infusoires avalent tout ce qui se rencontre dans le milieu externe sans faire de distinction entre la nature chimique des parcelles absorbées, il est évident qu'ils doivent former le même nombre de vacuoles même si la nature des parcelles varie considérablement.

Pour élucider cette question j'ai fait tout une série d'expériences. Je nourris les infusoires de la même façon qu'auparavant de différentes substances en poudre. Je préparai une fine émulsion de substance examinée en la triturant soigneusement dans un mortier d'agate avec un peu d'infusion de foin pure. Je mis cette émulsion dans une éprouvette et je la laissai ainsi quelque temps, afin que les parcelles les plus grosses se déposassent au fond du tube. Je mélangeai ensuite une ou deux gouttes de cette émulsion avec quelques gouttes de la culture d'infusoires. Trente minutes après je comptai le nombre de vacuoles digestives chez 20 infusoires, et j'en déduisis une moyenne. Ces nombres sont indiqués au tableau I pour deux différentes cultures d'infusoires.

Ce qu'on remarque d'abord à l'examen de ce tableau, c'est que les infusoires de différentes cultures ne forment pas le même nombre de vacuoles. Les infusoires de la culture C absorbent toutes les substances en plus grande quantité que les infusoires de la culture D. Il faut dire que la culture D est une très vieille culture chez les infusoires de laquelle la faculté d'absorber les différentes substances et de former les vacuoles digestives est considérablement amoindrie. Ce n'est sans doute pas l'âge de la culture qui en est la cause, mais, plus probablement les différentes substances toxiques, produits de la désassimilation ou de de la sécrétion qui doivent se trouver en plus grande quantité

dans les vieilles cultures et gêner les fonctions normales des infusoires. Cette supposition est confirmée par d'autres expériences, comme nous le verrons plus loin. Voilà pourquoi les nombres indiqués dans le tableau I ne sont que relatifs. Ils n'ont de la signification qu'en tant que ces expériences sont faites avec la même culture, dans le même milieu, dans les mêmes conditions et le même jour si c'est possible. Les infusoires d'une même culture peuvent absorber d'une autre façon la même substance, si la deuxième expérience est faite quelques jours après la première. Pour en donner un exemple, je citerai l'expérience suivante.

On a donné le 15 mars du carmin aux infusoires de la culture D qui ont formé le nombre suivant de vacuoles :

19, 20, 22, 17, 24, 18, 18, 17, 30, 21 }
27, 22, 19, 13, 24, 26, 23, 20, 17, 21 } 418 : 20 = 20.9.

Le 22 mars, les infusoires de la même culture, nourris de nouveau de carmin ont formé un nombre moindre de vacuoles :

14, 9, 11, 10, 11, 14, 15, 9, 10, 11 }
13, 12, 13, 13, 11, 15, 16, 9, 14, 12 } 242 : 20 = 12,1.

Il ne faut pas oublier que le milieu habité par les infusoires peut se modifier assez vite. Là, peuvent apparaître ou disparaître des bactéries ou de petits infusoires dont les Paramécies se nourrissent ; la quantité de produits toxiques capables d'amoindrir l'activité des infusoires peut varier également dans une large mesure.

Mais si nous prenons une même culture et si nous effectuons nos expériences le même jour ou les jours suivants pendant que la constitution du milieu n'a pas eu le temps de varier, nous obtiendrons des résultats remarquablement uniformes.

L'expérience suivante a été faite avec la même culture dans la même journée. Je mis dans quatre verres de montre quelques gouttes de culture d'infusoires et j'y ajoutai de l'émulsion de carmin. Au bout de trente minutes, je comptai le nombre des vacuoles formées dans chacun des verres.

I 19, 20, 13, 14, 18, 12, 18, 16, 22, 14 }
24, 17, 16, 22, 18, 19, 14, 21, 9, 12 } 343 : 20 = 17,1.

II	10, 23, 11, 18, 14, 21, 19, 20, 15, 18 20, 17, 18, 22, 14, 17, 15, 22, 13, 17	350 : 20 = 17,5.
III	21, 17, 14, 20, 15, 16, 17, 20, 19, 22 13, 14, 15, 18, 12, 15, 17, 20, 22, 20	347 : 20 = 17,3.
IV	16, 21, 13, 18, 18, 20, 17, 13, 15, 21 23, 22, 18, 13, 20, 14, 15, 17, 21, 13	348 : 20 = 17,3.

Ainsi les infusoires ont formé le même nombre de vacuoles dans toutes les quatre portions.

Si nous revenons à présent au tableau I, nous voyons que malgré les différents nombres de vacuoles fournis par les cultures C et D, ces deux cultures présentent quelques traits communs.

Tableau I

Nombres moyens des vacuoles formées par des infusoires nourris de différentes substances.

Substances dont les infusoires furent nourris	Culture C	Culture D
Huile d'olive	11,5	8,2
Amidon	9,6	5,2
Verre pilé	9,1	3,3
Soufre	9,7	3,5
Lait	7,8	5,5
Aluminium	8,1	5,3
Carmin	5,7	3,7
Sépia	11,2	5,1
Craie	9,7	2,7
Jaune d'œuf	20,7	10,5
Albumine mélangée de Congoroth	8,65	9,75

Ainsi le plus grand nombre de vacuoles se produisit dans les portions nourries de jaune d'œuf, le plus petit là où l'on avait offert aux infusoires du verre pilé ou de la craie. Ces expériences nous montrent déjà que la formation des vacuoles dépend de la nature de la substance mise à la disposition des infu-

soires. Les unes sont absorbées par les infusoires plus avidement que les autres. Si la substance est très nourrissante, les infusoires se montrent très voraces ; ainsi si l'on met les infusoires dans une émulsion de bactéries (1) ils forment tout de suite une énorme vacuole ; ensuite au fur et à mesure de l'assouvissement de leur appétit, ces vacuoles deviennent plus petites et finissent par devenir normales.

Ainsi les infusoires montrent une préférence marquée pour les substances bien nourrissantes et absorbent moins avidement les substances inutilisables. Mais même parmi celles-ci, toutes ne sont pas absorbées de la même façon. A cet égard, il y a une différence très marquée entre le carmin et la sépia ; ces deux substances sont absorbées assez rapidement par les infusoires ; mais toujours est-il que les infusoires avalent plus volontiers la sépia que le carmin. La sépia provoque toujours la formation d'un plus grand nombre de vacuoles que le carmin.

Ainsi les infusoires ne sont point indifférents à la nature de la substance qu'on leur donne à manger ; ils absorbent plus énergiquement les unes que les autres et quelquefois refusent absolument d'avaler certaines d'entre elles, comme nous le verrons plus loin. A cet égard, les expériences que j'ai faites avec de l'amidon et de la levure de bière colorés ou traités par différentes substances chimiques sont surtout démonstratives.

Expérience N° 2

Les infusoires de la culture E laissés pendant 30 minutes dans une émulsion d'amidon pur ont formé le nombre suivant de vacuoles :

14, 15, 14, 12, 16, 10, 14, 13, 17, 17
12, 14, 18, 11, 19, 15, 20, 13, 17, 17, 18 } 299 : 20 = 14,9.

Mais si cet amidon est d'abord traité par la teinture d'iode

(1) Pour que les vacuoles soient plus faciles à voir il est utile d'ajouter un peu de Congoroth à la culture de bactéries.

et si l'excès d'iode est ensuite enlevé au moyen de la centrifugation et du lavage dans l'eau, nous obtiendrons de la substance bleu foncé que les infusoires absorbent moins volontiers :

$$\left.\begin{array}{l} 2,\ 4,\ 6,\ 3,\ 5,\ 6,\ 5,\ 5,\ 4,\ 5 \\ 6,\ 6,\ 5,\ 4,\ 3,\ 6,\ 5,\ 6,\ 4,\ 3 \end{array}\right\} 93 : 20 = 4{,}6.$$

Les mêmes expériences ont été refaites avec la culture C.

Les infusoires nourris d'amidon pur ont fourni les nombres suivants de vacuoles digestives :

$$\left.\begin{array}{l} 11,\ 8,\ 7,\ 9,\ 13,\ 6,\ 12,\ 13,\ 10,\ 18 \\ 4,\ 11,\ 7,\ 6,\ 11,\ 13,\ 9,\ 11,\ 7,\ 6 \end{array}\right\} 195 : 20 = 9{,}7$$

Les infusoires nourris d'amidon traité par l'iode ont donné les nombres suivants de vacuoles :

$$\left.\begin{array}{l} 4,\ 0,\ 3,\ 2,\ 0,\ 2,\ 4,\ 1,\ 1,\ 5 \\ 0,\ 7,\ 1,\ 3,\ 0,\ 2,\ 4,\ 3,\ 3,\ 0 \end{array}\right\} 49 : 20 = 2,\ 4.$$

Cette expérience a été refaite plusieurs fois ; elle a toujours fourni les mêmes résultats.

Des expériences analogues ont été faites avec de la levure de bière.

Les infusoires sont d'abord nourris de levure pure :

$$\left.\begin{array}{l} 8,\ 6,\ 3,\ 9,\ 8,\ 9,\ 7,\ 4,\ 5,\ 7 \\ 5,\ 8,\ 7,\ 4,\ 7,\ 9,\ 8,\ 4,\ 6,\ 5 \end{array}\right\} 129 : 20 = 6{,}4.$$

Les infusoires sont nourris de levure de bière colorée de Congoroth. Cette matière colorante n'est pas toxique et les infusoires mangent volontiers cette levure.

$$\left.\begin{array}{l} 3,\ 5,\ 5,\ 6,\ 4,\ 7,\ 6,\ 5,\ 6,\ 9 \\ 5,\ 4,\ 4,\ 7,\ 3,\ 5,\ 6,\ 6,\ 4,\ 6 \end{array}\right\} 101 : 20 = 5.$$

D'autres infusoires sont nourris de levure colorée de thionine phéniquée préparée avec une solution 5 % d'acide phénique ; la levure reste quelques minutes dans la thionine, elle est ensuite centrifugée et lavée deux fois dans l'eau pure.

$$\left.\begin{array}{l} 2,\ 1,\ 1,\ 0,\ 1,\ 2,\ 1,\ 1,\ 2,\ 2 \\ 1,\ 3,\ 2,\ 1,\ 1,\ 2,\ 1,\ 2,\ 1,\ 1 \end{array}\right\} 28 : 20 = 1{,}4.$$

Encore plus démonstratives sont les expériences faites avec une émulsion de leucocytes.

Expérience N° 3

Les Infusoires nourris de leucocytes.

On obtient des leucocytes de la cavité péritonéale du lapin après l'injection préalable d'aleuronate. Ils sont ensuite lavés plusieurs fois dans une solution physiologique et colorés de Congoroth et de Thionine. Si les infusoires sont nourris de leucocytes colorés de Congoroth, on obtient les résultats suivants :

11, 7, 9, 8, 11, 7, 6, 9, 12, 9
8, 4, 8, 12, 9, 10, 7, 11, 7, 11 } 176 — 8,8.

Mais si on leur donne des leucocytes colorés de thionine, les résultats sont tout différents :

0, 0, 0, 1, 0, 0, 1, 0, 0, 0
0, 1, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0 } 3 — 0,1.

Par O sont désignés les infusoires qui n'ont formé aucune vacuole. De vingt infusoires il n'y en eut que trois qui ont formé chacun une seule vacuole. Les leucocytes ont fourni des résultats plus nets que la levure de bière, probablement parce qu'ils sont dépourvus de membrane résistante dont sont munies les levures et ils doivent mieux s'imprégner que les levures de couleur toxique.

Toutes ces expériences nous montrent avec certitude que l'absorption par les Infusoires des corpuscules suspendus dans l'eau et la formation des vacuoles digestives dépend de la nature chimique de la substance dont sont formés ces corpuscules. Sans aucun doute les Infusoires sont capables de distinguer les différentes sortes de nourriture qui peuvent se trouver à leur portée.

Il est intéressant de vérifier à présent si les infusoires peuvent absorber les différentes substances toxiques insolubles dans l'eau. A cet effet, les Infusoires ont été nourris de différents sels insolubles de mercure et d'arsenic, et j'ai été étonné de voir que ces sels sont assez vite absorbés par les infusoires qui

arrivent même à former quelques vacuoles digestives ; ces infusoires périssent ensuite bientôt. Mais il ne faut pas oublier que même l'homme et les animaux supérieurs ne sont pas toujours capables de distinguer les substances toxiques, si ces substances sont dépourvues de mauvais goût.

IV. Vitesse de la formation et de la circulation des vacuoles digestives.

Les expériences précédentes nous permettent d'affirmer que les processus de formation de vacuoles peuvent beaucoup varier chez les infusoires de différentes cultures ou même chez les infusoires d'une même culture s'ils sont nourris de substances de nature différente (v. Tab. I). Ainsi les infusoires de la culture C nourris de jaune d'œuf ont formé plus de 20 vacuoles en 30 minutes, tandis que les infusoires de la même culture nourris de grains de carmin n'en ont formé en même temps que 5, 7. Ainsi dans le premier cas, l'infusoire ne met qu'une minute et demie pour former une vacuole digestive, tandis que dans l'autre cas le même processus demande plus de 5 minutes. Mais si l'on suit directement au microscope le processus de formation d'une vacuole digestive, on verra que ce processus s'accomplit bien plus vite. Donc si les infusoires nourris de grains de carmin arrivent à former en 30 minutes près de 6 vacuoles seulement, cela a lieu non pas parce que c'est le processus de formation de la vacuole qui devient plus lent mais parce que ce sont les pauses, les intervalles entre la formation de deux vacuoles consécutives qui deviennent plus longs. Ces pauses sont plus longues si l'on donne aux infusoires du carmin au lieu d'albumine, et les vacuoles doivent se former en plus petit nombre dans le premier cas que dans le second.

Pour mieux étudier cette question j'ai fait l'expérience suivante. Je pris dans un verre de montre quelques gouttes de la culture E qui contenait un très grand nombre d'infu-

soires (1) et j'y ajoutai une très fine poudre de carmin. Cinq minutes après, je pris un peu de ce liquide, je fixai les infusoires qu'il contenait par des vapeurs d'acide osmique et je comptai chez 20 infusoires le nombre des vacuoles digestives, comme j'ai l'habitude de le faire dans mes expériences, et je refis cette opération toutes les cinq minutes. On peut ainsi déterminer le nombre des vacuoles formées par de semblables infusoires dans les mêmes conditions quelque temps après qu'on a mis à leur disposition telle ou telle substance. On peut voir sur le tableau II que je donne plus bas, que le nombre des vacuoles formées pendant les premières cinq minutes fut de 4, 5 ; dix minutes après le début de l'expérience, ce nombre fut de 7, 9. En déduisant de ce nombre, le nombre des vacuoles formées pendant le premier intervalle de 5 minutes, nous trouverons le nombre des vacuoles formées pendant le second intervalle de 5 minutes et nous voyons que pendant cet intervalle il se forme un peu moins de vacuoles que pendant le premier (3, 4 vacuoles au lieu de 4, 5). La dernière colonne du tableau II nous donne les nombres des vacuoles formées toutes les 5 minutes pendant toute la durée de l'expérience. En examinant ce tableau, on peut voir que les vacuoles se forment en un assez grand nombre les premières dix minutes, il se forme alors une vacuole à peu près chaque 1, 5 minutes. Ensuite la formation des vacuoles se ralentit et pendant le troisième intervalle de 5 minutes, il se forme en moyen 1, 3 vacuoles, quelquefois encore moins.

J'ai refait cette expérience plusieurs fois et j'ai toujours observé que les vacuoles se forment plus lentement, justement pendant la période de 10 à 20 minutes. Ensuite tout d'un coup, 25 minutes après le début de l'expérience, l'activité des infusoires s'accroît et les vacuoles se forment en plus grand nombre. Cette activité atteint son maximum pendant l'intervalle de

(1) Pour avoir un grand nombre d'infusoires dans un petit volume d'eau je procède de la façon suivante. Je prends un long tube en verre fermé à l'une de ses extrémités, je le remplis d'infusion de foin contenant des infusoires et je le mets dans une position verticale. Dans quelque temps tous les infusoires s'amassent dans les couches superficielles du liquide.

TABLEAU II

Vitesse de la formation des vacuoles digestives aux différents moments de l'expérience ; les infusoires sont nourris de carmin.

Temps pendant lequel les infusoires ont été nourris de carmin	NOMBRE DES VACUOLES FORMÉES PAR 20 INFUSOIRES	Nombre moyen des vacuoles formées depuis le début de l'expérience	Nombre moyen des vacuoles formées toutes les cinq minutes
5 min.	4, 3, 4, 4, 4, 5, 6, 7, 5, 5 5, 4, 5, 3, 4, 5, 5, 4, 4, 4	4,5	4,5
10 min.	7, 10, 10, 9, 8, 8, 9, 10, 7, 8 7, 7, 7, 8, 10, 6, 7, 6, 8, 7	7,9 — 4,5	= 3,4
15 min.	11, 12, 8, 10, 7, 12, 9, 7, 9, 7 11, 9, 8, 9, 11, 10, 8, 7, 10, 7	9,2 — 7,9	= 1,3
20 min.	9, 11, 9, 18, 13, 12, 8, 9, 9, 9 11, 13, 9, 11, 14, 11, 9, 8, 13, 10	10,5 — 9,2	= 1,3
25 min.	11, 13, 10, 12, 13, 11, 14, 19, 13, 15 11, 10, 11, 12, 10, 13, 14, 12, 14, 9	11,8 — 10,5	= 1,3
30 min.	16, 20, 15, 17, 18, 12, 18, 14, 15 16, 11, 17, 8, 14, 19, 16, 14, 11, 18	14,8 — 11,8	= 3
35 min.	21, 17, 20, 18, 23, 27, 19, 20, 22, 26 26, 18, 19, 17, 21, 21, 19, 7, 22, 20	20,6 — 14,8	= 5,9
40 min.	24, 22, 28, 22, 31, 20, 28, 20, 22, 24 26, 28, 20, 26, 19, 21, 22, 18, 27, 24	23,6 — 20,6	= 3
45 min.	18, 27, 32, 20, 26, 28, 24, 25, 22, 23 22, 18, 26, 20, 32, 18, 23, 39, 24, 28	23,2 — 23,6	= — 0,4
50 min.	25, 22, 34, 19, 26, 21, 24, 24, 20, 19 24, 22, 27, 19, 22, 20, 24, 28, 20, 14	2,3 — 23,2	= — 0,2
55 min.	24, 22, 19, 21, 16, 22, 21, 30, 28, 26 29, 19, 27, 14, 19, 26, 28, 20, 23, 26	22,7 — 2,3	= — 0,3
60 min.	30, 22, 18, 29, 21, 26, 22, 31, 28, 20 18, 32, 27, 23, 22, 28, 24, 20, 23, 25	25,2 — 22,7	= 2,5
65 min.	27, 25, 21, 23, 19, 26, 24, 28, 22, 25 24, 27, 30, 20, 20, 21, 24, 26, 28, 20	24 — 25,2	= — 1,2
70 min.	31, 28, 25, 20, 24, 23, 23, 21, 28, 30 24, 26, 22, 14, 19, 18, 26, 23, 27, 27	24,7 — 24	= — 0,2
75 min.	32, 21, 28, 18, 24, 28, 22, 28, 18, 26, 18 27, 26, 21, 24, 23, 11, 20, 23, 24, 20	22,9 — 24,2	= — 1,1
2 heures	16, 21, 24, 26, 27, 17, 26, 23, 26, 24 19, 22, 21, 16, 19, 28, 18, 19, 27	21,7	
3 heures	23, 22, 24, 19, 26, 18, 20, 18, 21, 9 28, 23, 20, 16, 23, 18, 23, 26, 14, 24	20,7	
5 heures	27, 23, 22, 14, 26, 28, 17, 21, 25, 28 23, 24, 21, 19, 14, 24, 27, 21, 25, 26	22,2	

30 à 35 minutes où il se forme en 5 minutes 5, 9 vacuoles, c'est-à-dire plus d'une vacuole par minute. Ensuite cette activité des infusoires décroît et tombe à zéro 45 minutes après le début de l'expérience. Il faut remarquer que les vacuoles à carmin, comme nous le verrons plus loin sont rejetées au dehors après avoir circulé 40-50 minutes dans le corps de l'infusoire.

Ainsi il n'y a rien d'étonnant que le nombre des vacuoles n'augmente pas pendant cette période et même diminue quelquefois. Cette diminution doit nous indiquer que le nombre des vacuoles formées pendant cette période est moindre que celui des vacuoles expulsées en même temps.

Etudiant ensuite le nombre des vacuoles digestives que l'infusoire renferme pendant la période de 50 à 75 minutes et même pendant un temps plus long, nous verrons que ce nombre varie constamment. Cette circonstance nous indique que la formation de nouvelles vacuoles et l'expulsion des vieilles sont des processus relativement indépendants les uns des autres.

J'ai refait des expériences analogues avec d'autres substances. Si l'on donne aux infusoires de l'albumine colorée de Congoroth, les vacuoles se forment en plus grand nombre, mais la rapidité du processus de formation d'une vacuole est à peu près la même que si les infusoires étaient nourris de carmin. Néanmoins le nombre général des vacuoles formées en 30 minutes est plus grand justement parce que les intervalles entre les moments de formation de deux vacuoles consécutives sont plus courts ; on peut observer cela toutes les fois que les infusoires au lieu d'être nourris de substances indigestes sont nourris de substances assimilables. Je dois remarquer encore une fois que tous ces nombres que j'indique dans mon travail, n'ont qu'une signification relative. Le nombre des vacuoles formées pendant un certain temps dépend non seulement de la nature de la substance dont on nourrit les infusoires, mais aussi bien de nombreuses autres conditions qu'il nous reste à définir. Ce qui est certain, c'est que les vacuoles digestives ne se forment pas avec la même rapidité pendant toute la durée

de l'expérience. On remarque facilement une certaine périodicité dans la formation des vacuoles digestives. Après une période de formation accélérée, vient une période où l'activité des infusoires se ralentit ou même peut s'arrêter complètement. J'ai représenté sur le tableau III les résultats que j'ai obtenus en faisant manger aux infusoires du carmin, de l'albumine et de la sépia ; les colonnes verticales de ce tableau nous donnent le nombre des vacuoles formées toutes les 5 minutes.

Tableau III

Rapidité de la formation des vacuoles nutritives aux différents moments de l'expérience ; les infusoires sont nourris de différentes substances.

SUBSTANCES DONT SONT NOURRIS LES INFUSOIRES	NOMBRE DES VACUOLES FORMÉES TOUTES LES 5 MINUTES									
	5 m.	10 m.	15 m.	20 m.	25 m.	30 m.	35 m.	40 m.	45 m.	50 m.
Carmin	4,5	3,4	1,3	1,3	1,3	3	5,9	3	0,4	0,2
Carmin	4	3,1	1,2	3	2	2,5				
Carmin	4	3	1,8	1,9	2,4	1,9	1,1	2,2	0,3	
Sépia	4,2	3,8	2	2,2	3	3,4	1,5			
Albumine	5,2	2,4	3,6	2,2	3,8	2,3	0,3	3,9	1,3	4,6

On voit par ce tableau que dans trois cas différents, les infusoires nourris de carmin ont formé à peu près le même nombre de vacuoles digestives, surtout au début de l'expérience. Le nombre total des vacuoles formées par les infusoires nourris de carmin atteint ordinairement son maximum une heure après le début de l'expérience ; un infusoire en renferme alors en moyenne 25, quelques infusoires peuvent en avoir 30 ou 32. Mais il ne faut pas considérer ces nombres comme une limite extrême. Si l'on donne aux infusoires des substances bien assimilables, par exemple de l'albumine ou du jaune d'œuf qui, au lieu de rester comme le carmin 40-50 minutes à l'intérieur du corps de l'infusoire, y circulent 2-3 heures, le

nombre des vacuoles digestives que l'on peut alors observer à l'intérieur du corps de l'infusoire est très considérable. Une heure déjà après le début de l'expérience, ce nombre est ordinairement de 36. Quelques infusoires peuvent renfermer 40-50 vacuoles digestives et même davantage. Quelquefois les infusoires en sont tellement bourrés qu'il devient très difficile d'apprécier le nombre exact de ces vacuoles. Il est évident que le nombre des vacuoles que l'infusoire peut contenir dans son corps dépend non seulement de la rapidité avec laquelle se forment les vacuoles mais aussi bien du temps pendant lequel ces vacuoles circulent à l'intérieur du corps de l'infusoire.

Voilà pourquoi il serait très intéressant de déterminer la durée de la circulation des vacuoles digestives dans le corps de l'infusoire depuis le moment de leur formation jusqu'à celui de leur expulsion et de voir si la nature des substances absorbées par l'infusoire peut avoir de l'influence sur ce processus.

Si la circulation des vacuoles digestives dépendait exclusivement du courant de l'endoplasme, la nature de la substance que la vacuole contient ne pourrait exercer aucune action sur la durée de cette circulation ; cette durée devrait rester toujours la même pour toutes les vacuoles et coïncider avec le temps que met le courant cytoplasmique à se déplacer du point de la formation des vacuoles jusqu'à l'orifice par lequel les vacuoles sont expulsées.

Pour élucider ces questions j'ai fait tout une série d'expériences.

Pour déterminer le temps pendant lequel la vacuole reste dans le corps de l'infusoire, il est nécessaire de la suivre dans tout son parcours depuis le moment de sa formation jusqu'à celui du rejet. Comme il se forme ordinairement plusieurs vacuoles, souvent 20-30 l'une à la suite de l'autre, il serait très difficile et même impossible de suivre une même vacuole pendant toute la durée de sa circulation. C'est pour cette raison qu'il faut recourir à la méthode que j'ai déjà décrite plus haut. On laisse les infusoires 3-5 minutes seulement dans

une émulsion de carmin ou d'une autre substance ; les infusoires forment ordinairement pendant ce temps 2-3 vacuoles, on les transporte ensuite dans une infusion de foin pure et on les observe en goutte suspendue. On peut suivre ainsi facilement chaque vacuole digestive.

Je citerai à présent quelques-unes de mes expériences à ce sujet

Expérience N° 4.

Infusoires nourris de carmin.

A 2 h. 50 m., un infusoire est placé dans une émulsion de carmin ; à 2 h. 53 m. se forme une vacuole ; à 2 h. 56 m. se forme une autre vacuole; à 3 h. 39 m. est expulsée la première vacuole ; à 3 h. 44 m. est expulsée la deuxième.

Ainsi la première vacuole est restée dans le corps de l'infusoire 46 minutes et la deuxième 48 minutes.

Expérience N° 5.

Infusoires nourris de Bacillus Colli faiblement colorés avec un peu de Congoroth.

A 1 h. 30 m. un infusoire est placé dans une émulsion de *Bac. Colli* ; à 1 h. 37 m. se forment deux vacuoles ; à 4 h. 50 m. est expulsée une vacuole ; à 5 h. 10 m. est expulsée la deuxième vacuole.

La première vacuole a circulé dans le corps de l'infusoire 3 h. 16 m. et la deuxième 3 h. 36 m.

J'ai refait plusieurs fois ces expériences avec des substances différentes. Plus bas, je donne le tableau IV où j'ai groupé les résultats de ces expériences ; pour chaque substance sont indiqués les résultats de plusieurs expériences différentes.

En examinant ce tableau on voit tout de suite que la durée de la circulation des vacuoles digestives peut présenter de très grandes variations aussi bien chez les infusoires de cultures différentes nourris d'une même substance que chez les infusoires

TABLEAU IV.

Durée de la circulation des vacuoles digestives dans le corps de l'infusoire; les vacuoles renferment différentes substances à leur intérieur.

SUBSTANCES DONT LES INFUSOIRES SONT NOURRIS	DURÉE DE LA CIRCULATION DES VACUOLES DIGESTIVES	
	CULTURE A	CULTURE B
Lait	1 h. 38 m.	2 h. 58 m.
—	1 h. 47 m.	2 h. 10 m.
—	1 h. 49 m.	3 h. 2 m.
—	1 h. 54 m.	2 h. 50 m.
Amidon	2 h. 52 m.	1 h. 40 m.
—	2 h. 25 m.	1 h. 45 m.
—	2 h. 33 m.	2 h.
—	4 h. 48 m.	1 h. 3 m.
Bac. Colli	4 h. 2 m.	3 h.
—	4 h. 25 m.	2 h. 36 m.
—	4 h.	3 h. 14 m.
—	4 h.	2 h. 54 m.
Bact. de tuberculose	1 h. 17 m.	1 h. 34 m.
—	1 h. 7 m.	1 h. 22 m.
—	1 h. 13 m.	1 h. 12 m.
—	5 h. 15 m.	1 h. 6 m.
Bac. subtilis	51 m.	1 h. 3 m.
—	41 m.	1 h. 5 m.
—	43 m.	58 m.
—	31 m.	1 h. 20 m.
Bac. proteus	2 h. 11 m.	2 h. 21 m.
—	1 h. 48 m.	2 h.
—	1 h. 58 m.	2 h. 21 m.
—	2 h. 33 m.	2 h. 54 m.
Jaune d'œuf	1 h. 43 m.	2 h. 41 m.
—	1 h. 22 m.	2 h. 33 m.
—	2 h. 2 m.	2 h. 21 m.
—	1 h. 55 m.	2 h. 18 m.
Carmin	52 m.	43 m.
—	57 m.	53 m.
—	56 m.	58 m.
—	48 m.	60 m.
Verre pilé	29 m.	30 m.
—	24 m.	33 m.
—	19 m.	15 m.
Aluminium	46 m.	26 m.
—	48 m.	18 m.
—	30 m.	22 m.
—	36 m.	19 m.
Soufre	16 m.	22 m.
—	23 m.	13 m.
—	17 m.	20 m.
—	20 m.	17 m.
Craie	16 m.	25 m.
—	24 m.	18 m.
—	14 m.	21 m.
—	25 m.	23 m.

d'une même culture nourris de substances de nature différente. Ainsi, par exemple, chez les infusoires de la culture A les vacuoles digestives remplies de lait accomplissent tout leur parcours en 2 heures, tandis que chez les infusoires de la culture B nourris de lait, les vacuoles digestives circulent avant d'être rejetées au dehors, 3 heures ou même davantage à l'intérieur du corps. On peut observer des variations pareilles même chez les infusoires d'une même culture si on refait de nouveau l'expérience avec une même substance quelques jours après la première.

Comme nous allons le voir bientôt, le nombre des vacuoles digestives et la durée de leur circulation sont influencés par des conditions très nombreuses, mais parmi celles-ci il y en a une qui est surtout très importante : c'est la nature de la substance dont l'infusoire est nourri. Des substances facilement assimilables : albumine, lait, bactéries, etc., restent très longtemps (2-4 h.) à l'intérieur du corps de l'infusoire, tandis que les substances indigestes, craie, soufre, aluminium etc. sont vite rejetées au dehors, 15-30 minutes après leur absorption.

De même, les bactéries munies d'une membrane résistante, *Bac. subtilus*, Bact. de tuberculose par exemple, sont expulsées après un séjour d'une heure seulement à l'intérieur du corps de l'infusoire, tandis que les vacuoles à *Bac. colli* qui sont très avidement absorbés par les infusoires circulent près de 4 heures par tout leur corps.

A cet égard sont surtout démonstratives les expériences qui ont été faites avec les infusoires nourris soit d'amidon pur, soit d'amidon traité préalablement par la teinture d'iode. Les infusoires absorbent volontiers, comme nous avons eu déjà l'occasion de le dire, de l'amidon pur et les vacuoles digestives qui en contiennent circulent plus de deux heures à l'intérieur de leur corps ; au contraire les vacuoles qui renferment de l'amidon. traité par la teinture d'iode sont déjà expulsées 15-25 minutes après le moment de leur formation.

Expérience N° 6.

Les infusoires sont nourris soit d'amidon pur, soit d'amidon traité par la teinture d'iode ; on suit les vacuoles digestives depuis le moment de leur formation jusqu'à celui de leur expulsion.

1. *Infusoires nourris d'amidon pur :*

La 1re vacuole a circulé pendant				2 h. »
La 2e	—	—	—	2 h. 25 m.
La 3e	—	—	—	1 h. 45 m.
La 4	—	—	—	2 h. 33 m.

2. *Infusoires nourris d'amidon iodé :*

La 1re vacuole a circulé			16 m.
La 2e	—	—	29 m.
La 3	—	—	20 m.
La 4e	—	—	18 m.
La 5e	—	—	26 m.

Une expérience analogue a été faite avec les *Bac. proteus* normaux ou colorés par la fuschine phéniquée de Ziehl et lavés ensuite avec de l'eau pure. Les vacuoles digestives qui renferment de *B. proteus* normaux circulent 3-4 heures à l'intérieur du corps de l'infusoire, tandis que les vacuoles qui contiennent de mêmes bactéries colorées préalablement avec la fuschine de Ziehl sont expulsées une heure — une heure et demie après leur formation.

Ainsi nous pouvons conclure avec certitude de ces expériences que les infusoires peuvent distinguer les substances utilisables des substances indigestes ou toxiques, même si ces substances sont déjà englobées par eux et se trouvent à l'intérieur des vacuoles digestives. Les substances assimilables séjournent plusieurs heures dans l'intérieur de leur corps ; les substances inutilisables sont vite rejetées au dehors.

Il serait intéressant de voir à présent combien de temps

vont circuler à l'intérieur du corps de l'infusoire les vacuoles digestives qui renferment un mélange de deux substances différentes. Pour élucider cette question, j'ai pris le mélange de deux substances dont l'une (du jaune d'œuf par ex.) reste assez longtemps à l'intérieur du corps de l'infusoire et dont l'autre (de l'aluminium par ex.) est vite rejetée au dehors. Si la durée de la circulation des vacuoles digestives est exclusivement déterminée par le temps nécessaire à la digestion complète des substances assimilables contenues dans l'intérieur de leur corps, les vacuoles qui contiennent le mélange de deux substances dont l'une est indigeste et l'autre bien assimilable devraient rester dans le corps de l'infusoire aussi longtemps que le restent ordinairement les vacuoles qui ne renferment que de la substance assimilable seule.

L'expérience a été faite de la façon suivante : à 11 h. 57 m. les infusoires ont été nourris d'émulsion de mélange de jaune d'œuf et d'aluminium. Dans trois minutes, 5 infusoires ont été transportés dans une infusion de foin pure pour être débarrassés des grains de l'émulsion, ensuite chacun d'eux a été placé dans une goutte suspendue. Chaque infusoire a formé 2-3 vacuoles pendant ces 3 minutes qu'il est resté plongé dans l'émulsion. Le sort de ces vacuoles a été ensuite suivi au microscope. Voici les résultats de ces observations.

Le premier infusoire a expulsé ses vacuoles au bout de 40 minutes, l'autre en 29 minutes, le 3e en 38 minutes, le 4e en 24 minutes, le 5e au bout de 27 minutes.

Ainsi la durée de la circulation des vacuoles qui renferment en même temps du jaune d'œuf et de l'aluminium est la même que si ces vacuoles eussent été remplies d'aluminium seul. Le jaune d'œuf ne pouvait pas être digéré en si peu de temps ; donc l'expulsion rapide de ces vacuoles fut surtout déterminée par la présence à l'intérieur de grains d'aluminium produisant peut-être sur les infusoires une sensation de mauvais goût.

J'ai fait une autre expérience analogue avec un mélange de

jaune d'œuf et de carmin. Préalablement j'ai déterminé chez les infusoires sur lesquels j'ai expérimenté la durée de la circulation des vacuoles contenant soit du carmin seul, soit du jaune d'œuf seul. Les vacuoles digestives qui renfermaient du jaune d'œuf seul ont circulé de 2 h. ½ à 3 heures ; les vacuoles ayant du carmin dans leur intérieur ont circulé 50-62 minutes. Les infusoires ont été ensuite nourris du mélange de ces deux substances ; dans ce cas, les vacuoles digestives ont circulé chez un infusoire 2 h. 52 m., chez l'autre — 2 h. 48 m., chez le 3e — 2 h. 58 m., chez le 4e — 2 h. 35 m., chez le 5e — 2 h. 45 m.

Donc, les vacuoles digestives qui renferment un mélange de carmin et de jaune d'œuf restent à l'intérieur du corps de l'infusoire aussi longtemps que les vacuoles qui renferment du jaune d'œuf seul. Il faut conclure de cette circonstance que le carmin est moins désagréable aux infusoires que l'aluminium et qu'il ne gêne pas la digestion.

Une autre question surgit maintenant. Combien de temps vont circuler à l'intérieur du corps de l'infusoire les vacuoles digestives si, au lieu de contenir toutes une même substance ou un même mélange de deux substances, elles renferment les unes une substance, les autres une autre substance toute différente. Pour pouvoir répondre à cette question, j'ai fait l'expérience suivante :

A 11 h. 24 m. j'ai donné aux infusoires de l'albumine colorée de Congoroth ; dans 5 minutes chaque infusoire a formé 2-3 vacuoles colorées en rouge ; j'ai pris l'un de ces infusoires, je l'ai transporté d'abord dans de l'eau pure et ensuite dans une émulsion de grains d'aluminium. A 11 h. 36 m. il fut remis de nouveau dans une infusion de foin pure. Il avait alors à l'intérieur cinq vacuoles digestives dont deux renfermaient de l'albumine, et les trois autres de l'aluminium. Les premières se distinguaient facilement des dernières aussi bien par la coloration que par la taille ; elles étaient bien plus grandes que celles-ci. Ensuite l'infusoire fut mis sous le microscope en goutte

suspendue et je suivis pas à pas les déplacements de ses cinq vacuoles en notant toutes les cinq minutes avec un crayon de couleur les positions qu'elles prenaient (v. Pl. I). La position des vacuoles à aluminium est indiquée sur la Planche I par les points noirs et celle des vacuoles à albumine par les petits ronds rouges. A 11 h. 36 m. toutes les vacuoles se trouvèrent dans la partie postérieure du corps. Ensuite les vacuoles à aluminium commencent à se déplacer vers l'avant du corps. A 11 h. 47 m. elles ont déjà dépassé les vacuoles à albumine qui restent toujours dans la région rétronucléaire du corps. A 11 h. 52 m. les vacuoles à aluminium ont atteint l'extrémité antérieure du corps et commencent déjà à descendre vers l'arrière. A 12 h. 11 m. les vacuoles à albumine se trouvent à l'extrémité antérieure du corps. A 12 h. 16 m. deux vacuoles à aluminium sont près de l'orifice anal. A 12 h. 21 m. l'une de ces vacuoles est rejetée, l'autre est expulsée à 12 h. 38 m. et la troisième à 1 h. 10 m. Ainsi la première des vacuoles à aluminium a circulé dans le corps de l'infusoire 45 minutes, la seconde 62 minutes et la troisième 1 h. 30 m.

Les vacuoles à albumine qui furent formées avant celles à aluminium restèrent encore très longtemps dans le corps de l'infusoire. Après l'expulsion des vacuoles à aluminium, elles ont remonté encore une fois vers l'extrémité antérieure et sont de suite redescendues vers l'extrémité postérieure de l'infusoire. La première des vacuoles à albumine fut expulsée à 2 h. 12 m. seulement, c'est-à-dire 2 h. 36 m. après le moment de sa formation. J'ai répété plusieurs fois cette expérience et j'ai toujours observé les mêmes résultats.

Ainsi la durée de la circulation des vacuoles et le parcours qu'elles suivent à l'intérieur du corps peuvent varier beaucoup, suivant qu'elles renferment telle ou telle substance. Cette circonstance indique que le processus de circulation des vacuoles est loin d'être aussi simple qu'il peut en avoir tout d'abord l'air. Jusqu'ici on expliquait très facilement ce processus en disant que les vacuoles sont entraînées passivement par le

courant protoplasmique. Mais comment peut-on expliquer à présent ce processus si ces vacuoles peuvent se déplacer avec des vitesses différentes, si les unes peuvent dépasser les autres, si certaines d'elles peuvent s'arrêter en certains points tandis que les autres continuent à suivre leur chemin ; si certaines vacuoles remontent et redescendent plusieurs fois avant d'être rejetées tandis que les autres sont expulsées après avoir décrit un seul cercle ? Comment peut-on expliquer alors toutes ces variations du processus de circulation des vacuoles surtout si l'on se rappelle que ces variations ne sont pas dues au jeu du hasard, mais sont au contraire strictement déterminées par la nature des corps contenus à l'intérieur des vacuoles et très probablement par bien d'autres conditions encore ?

On pourrait supposer que le mouvement de l'endoplasme à l'intérieur du corps de l'infusoire résulte de plusieurs courants différents qui possèdent des vitesses différentes. Alors le vacuoles suivant qu'elles sont emportées par tel ou tel courant devraient avoir des vitesses et des parcours différents. Mais cette supposition n'est pas confirmée par l'observation directe. En observant les infusoires au microscope, il est impossible de remarquer aucun indice de l'existence de plusieurs courants distincts à l'intérieur de leur corps. Les vacuoles qui se déplacent avec des vitesses différentes suivent souvent un même chemin.

Enfin, je voudrais citer encore une de mes expériences qui indique que la circulation des vacuoles est un phénomène très complexe qui dépend non seulement de la nature des corps contenus dans l'intérieur de leur corps, mais également de certains facteurs internes.

Le 12 Mars j'ai délayé du carmin dans un flacon qui contenait la culture E. J'ai déterminé en même temps chez ces infusoires la durée de la circulation des vacuoles digestives carminées. J'ai obtenu les résultats suivants : chez le premier infusoire les vacuoles ont circulé 1 h. 21 m., chez le deuxième,— 1 h. 10 m., chez le troisième, — 1 h. 3 m., chez le quatrième, — 2 h. 18 m. ; chez le cinquième, — 1 h. 23 m.

Les infusoires furent ensuite laissés pendant 3 jours dans cette émulsion de carmin. Le 15 Mars je déterminai de nouveau chez ces infusoires la durée de la circulation des vacuoles à carmin. Je pris quelques-uns de ces infusoires au moyen d'un tube capillaire et je les mis dans une infusion de foin pure pour qu'ils rejetassent toutes les vacuoles carminées qu'ils contenaient. J'ajoutai ensuite à cette infusion de foin du carmin frais; 3-4 minutes après, lorsque chacun de ces infusoires eut formé plusieurs nouvelles vacuoles, je les remis de nouveau dans une infusion de foin pure et je déterminai chez ces infusoires, de ma façon habituelle, la durée de la circulation des vacuoles carminées. Chez un infusoire, ces vacuoles ont circulé 27 minutes, chez le deuxième 39 minutes, chez le troisième 31 minutes, chez le quatrième 29 minutes, chez le cinquième 24 minutes.

J'ai fait une semblable expérience avec la sépia. Le 15 Mars, je commençai à nourrir de sépia les infusoires de la culture E. Cinq minutes après le début de l'expérience je déterminai chez 5 infusoires la durée de la circulation des vacuoles digestives. Chez le premier infusoire les vacuoles furent rejetées 58 minutes après leur formation, chez le deuxième 1 h. 12 m., chez le troisième 1 h. 8 m., chez le quatrième 1 h. 2 m., chez le cinquième 52 minutes après leur formation. Les infusoires furent laissés plusieurs jours dans une émulsion de sépia. Le 16 Mars, je détermine de nouveau le temps pendant lequel les vacuoles digestives contenant de la sépia circulent dans le corps de l'infusoire. Ce temps fut de 54 minutes chez le premier infusoire, de 52 minutes chez le deuxième infusoire, de 48 minutes chez le troisième, de 1 h. 5 m. chez le quatrième et de 50 minutes chez le cinquième.

Le 19 Mars, je déterminai de nouveau chez ces infusoires la durée de la circulation des vacuoles digestives qui fut de 33 minutes chez le premier infusoire, de 17 minutes chez le deuxième, de 21 minutes chez le troisième, de 25 minutes chez le quatrième et de 18 minutes chez le cinquième.

On voit donc que la durée de la circulation des vacuoles digestives renfermant du carmin et de la sépia et qui sont restées plus d'une heure au début de l'expérience dans le corps de l'infusoire est devenue presque deux fois plus courte après que les infusoires eurent été nourris pendant trois jours de ces substances.

Il est évident que ce qui a varié dans ce cas là, c'est la manière des infusoires de réagir sur la présence des substances examinées.

Si le carmin et la sépia eussent été des substances assimilables, on aurait pu supposer que les cellules vivantes se seraient adaptées à leur nouvelle nourriture et que ces cellules seraient alors devenues capables de la digérer plus vite. Mais cette supposition est inadmissible, car l'observation directe démontre que ni le carmin ni la sépia ne subissent aucune altération à l'intérieur des vacuoles digestives. Il était donc très intéressant de refaire ces expériences avec des substances assimilables, par exemple avec des bactéries ou du jaune d'œuf.

Voici comment j'ai procédé :

Je commence à nourrir les infusoires de bactéries *Proteus* et je détermine chez ces infusoires la durée de la circulation des vacuoles digestives. Ensuite les infusoires de la même culture sont laissés 2-3 jours mélangés d'une grande quantité de bactéries *Proteus ;* je détermine ensuite de nouveau la durée de la circulation des vacuoles digestives. J'indique au tableau placé plus bas les résultats obtenus ainsi.

Cette expérience nous montre que si les infusoires sont nourris de substances assimilables, par exemple de bactéries, la durée de la circulation des vacuoles digestives ne varie pas et le temps nécessaire à la digestion complète des substances absorbées reste le même, même si les infusoires en sont nourris abondamment pendant plusieurs jours. Ainsi si c'est une vraie digestion qui se produit, la vitesse des processus digestifs reste la même. Mais si les substances qu'on offre aux infusoires sont

TABLEAU V.

	26 MARS	28 MARS	29 MARS
1er infusoire	3 h. 37 m.	3 h. 30 m.	3 h.
2me infusoire	3 h. 42 m.	2 h. 27 m.	3 h. 40 m.
3me infusoire	3 h. 7 m.	3 h. 19 m.	2 h. 20 m.
4me infusoire	3 h. 3 m.	3 h. 2 m.	3 h. 20 m.
5me infusoire	2 h. 37 m.	3 h. 17 m.	2 h. 55 m.

inassimilables, ces substances sont rejetées plus vite, après que les infusoires en ont été longtemps nourris. De tous ces faits nous pouvons conclure avec une certaine raison que *les cellules vivantes, en particulier les infusoires, sont capables d'apprendre à distinguer les substances indigestes des substances assimilables.*

V. Action du milieu sur la formation des vacuoles digestives.

C'est un fait d'observation courante que l'activité des organismes vivants dépend du milieu externe. Les cellules vivantes ou les Protozoaires ne présentent sous ce rapport aucune exception. Chaque variation qui se produit dans le milieu externe exerce une « excitation » sur les cellules vivantes soit en opprimant, soit en exaltant leur activité. Cette influence du milieu saute pour ainsi dire aux yeux quand on s'occupe de l'étude de la digestion intracellulaire.

Nous avons vu par les expériences antérieures que le nombre des vacuoles digestives formées par l'infusoire dépend de la nature de la substance dont l'infusoire se nourrit. S'il est nourri de jaune d'œuf, il forme en 30 minutes près de 20 vacuoles ; mais si on lui donne du carmin il en forme presque 2 fois moins. Nous avons alors également constaté que le nombre des vacuoles que forment les infusoires d'une même culture,

nourris d'une même substance n'est pas toujours le même. On peut souvent observer des cas où un jour les infusoires d'une culture forment en 30 minutes près de 10 vacuoles à carmin et où le lendemain les mêmes infusoires refusent complètement d'absorber le carmin. Ces faits nous démontrent que la formation des vacuoles digestives dépend non seulement de la nature de l'aliment, mais aussi bien de quelques autres facteurs et surtout probablement des conditions du milieu externe.

Nous avons déjà supposé que la constitution du milieu habité par les infusoires peut varier beaucoup et que c'est de ces variations que peut dépendre la manière des infusoires de réagir sur la présence de telle ou telle substance. J'ai déjà dit que dans de vieilles cultures les infusoires se déplacent moins vite et absorbent moins de carmin ; on peut supposer que c'est la présence de produits toxiques de désassimilation qui exerce son influence opprimante sur la formation des vacuoles. Pour vérifier cette supposition j'ai fait les expériences suivantes. Je prends quelques infusoires d'une jeune culture E et je les nourris de carmin dans les conditions habituelles. En 30 minutes ces infusoires ont formé le nombre suivant de vacuoles :

14, 9, 11, 10, 11, 14, 15, 9, 10, 11 }
13, 12, 13, 13, 11, 15, 16, 9, 14, 12 } 242 : 20 = 12,1.

Ensuite je mets quelques infusoires de la culture E dans le milieu d'une très vieille culture C (où les infusoires mangent très peu) et j'y ajoute la même quantité de carmin. Ces infusoires ont formé en 30 minutes le nombre suivant de vacuoles :

7, 6, 6, 8, 6, 4, 3, 8, 4, 5 }
3, 7, 9, 6, 10, 8, 5, 5, 8, 4 } 122 : 20 = 6,1

Ainsi les mêmes infusoires placés dans un autre milieu ont formé deux fois moins de vacuoles que dans leurs conditions normales.

Placés dans l'eau courante, ils ont formé le nombre suivant de vacuoles :

9, 13, 12, 8, 9, 10, 8, 12, 11, 7 }
9, 12, 11, 10, 9, 9, 7, 10, 11, 8 } 195 : 20 = 9,7.

Placés dans une infusion de foin pure, ces infusoires ont formé encore plus de vacuoles :

$$\left.\begin{matrix} 12, 10, 12, 11, 12, 7, 13, 9, 13, 12 \\ 11, 14, 10, 13, 8, 14, 11, 9, 13, 12 \end{matrix}\right\} 226 : 20 = 11{,}3.$$

Ainsi il est évident que le milieu des vieilles cultures contient quelques substances qui gênent la formation des vacuoles. Très probablement, c'est dans la formation de ces substances qu'il faut chercher l'explication de ce fait, que dans les vieilles cultures les infusoires mangent moins bien, se déplacent moins rapidement et finissent enfin par dégénérer complètement. J'ai répété plusieurs fois ces expériences, toujours avec le même résultat. Ce n'est que dans un seul cas que le milieu d'une vieille culture au lieu d'opprimer la formation des vacuoles l'a exalté au contraire, c'est-à-dire que les infusoires ont formé dans ce milieu plus de vacuoles que dans leur milieu normal. Il est possible que ce milieu contenait des substances toxiques en si petite quantité, que la présence de ces substances au lieu de diminuer a augmenté l'intensité du processus de formation des vacuoles digestives ; on connaît actuellement en biologie bien des faits analogues.

Cette circonstance nous fait étudier de plus près l'action que les différentes substances étrangères à la culture des infusoires (par ex. des alcalis, des acides, des poisons, etc.) peuvent avoir sur la formation des vacuoles digestives.

Il faut remarquer qu'il a paru récemment un grand nombre de travaux où l'on étudie à différents points de vue l'action de diverses substances sur les Protozoaires.

Certains auteurs étudient l'action de l'alcool, de la quinine et d'autres substances sur la multiplication des infusoires, les autres étudient l'action de ces substances sur les vacuoles pulsatilles, les autres sur la conjugaison, les autres étudient l'action générale favorable ou défavorable que ces substances peuvent avoir sur les infusoires. Tandis que certains auteurs ont observé que les différentes substances oppriment l'activité des infusoires, les autres ont constaté au contraire que les doses

minimes de différents poisons exaltent leur activité. Le travail de René Sand (1902) présente sous ce rapport un intérêt particulier ; il a montré que si l'on ajoute des doses minimes d'acide arsénique (1 : 10000000) à la culture des infusoires, ceux-ci se multiplient très activement et donnent en 8 jours un nombre d'individus deux fois plus grand que dans les conditions normales. Nowikoff (1908) a fait des expériences pareilles avec l'extrait de la glande thyroïde qui rend aussi plus intense l'activité des infusoires. Toutes ces expériences présentent un défaut. La reproduction de la cellule est un processus très complexe qui dépend sans doute de nombreux autres processus qui s'accomplissent à l'intérieur de la cellule et en particulier de celui de sa nutrition. Il est difficile de conclure des expériences de René Sand si la reproduction plus active des infusoires dépend des excitations que certaines substances peuvent produire sur l'appareil de reproduction de la cellule ou bien si ces substances agissent d'une façon indirecte en augmentant tout d'abord l'intensité des processus d'assimilation de la cellule ; et l'augmentation de l'intensité de l'assimilation doit entraîner la reproduction plus active des infusoires.

Ces réflexions rendent particulièrement intéressante l'étude de l'action de différentes conditions externes sur les processus de digestion et d'assimilation chez les infusoires, d'autant plus que la méthode que j'ai employée permet de déterminer assez exactement l'intensité des processus de formation des vacuoles digestives et la durée de leur circulation à l'intérieur du corps de l'infusoire.

J'ai examiné tout d'abord l'action des alcalis et des acides sur le processus de digestion chez les infusoires. Cette question me paraissait d'autant plus intéressante à étudier que les travaux bien connus de Jennings établissent que toutes les substances à réaction acide attirent les infusoires qui sont au contraire repoussés par les substances à réaction alcaline. Les Paramécies présentent également, d'après les recherches de Jennings un phénomène de chimiotactisme négatif par

rapport au milieu où ils habitent et qui a ordinairement une réaction alcaline. JENNINGS a constaté également un autre fait intéressant ; il a trouvé que les infusoires qui sont restés plusieurs jours dans l'eau distillée deviennent positivement chimiotactiques par rapport à l'eau distillée fraîche. « The explanation of this fact, dit-il, is probably that the distilled water containing many Paramœcia become slighthly contaminated by excreta by the animlas », p. 233.

Sans doute les processus d'absorption par les infusoires de différentes substances doivent être étroitement liés avec les propriétés chimiotactiques des infusoires. Les substances qui attirent les infusoires doivent être absorbées par eux en plus grande quantité que les substances qui exercent sur les infusoires une réaction chimiotactique négative. Cette supposition trouvera une confirmation complète dans les expériences qui seront décrites plus loin.

BOKORNY (*Pflügers Archiv. f. Phyl.*, 64, **1896**) a montré que les acides minéraux sont très toxiques pour les infusoires. BARRAT (*Zeit. t. allg. Phys.* **1904**) a étudié cette question avec plus de détails. Il a montré que même les doses minimes d'acides minéraux (0,0004 N) tuent les Paramécies. Les alcalis sont moins toxiques.

Pour étudier l'action des alcalis et des acides sur les processus de formation des vacuoles digestives je procède de la façon suivante :

Je prépare une solution d'acide ou d'alcali suffisamment diluée pour que cette solution prise dans les doses que j'ai l'habitude d'employer pendant mes expériences ne soit plus toxique pour les infusoires. Je mets ensuite sur plusieurs verres de montre quelques gouttes de culture d'infusoires et j'ajoute simultanément dans chaque verre de montre une goutte d'émulsion de carmin et quelques gouttes d'acide en doses croissantes. Au bout de trente minutes je compte, de ma manière habituelle, le nombre des vacuoles digestives formées par les infusoires.

EXPÉRIENCE N° 6.

Action de l'acide nitrique sur la formation des vacuoles digestives.

I. 1 goutte de culture d'infusoires, + 7 gouttes d'eau distillée + 1 goutte d'émulsion de carmin ; les vacuoles sont formées par les infusoires dans les nombres suivants :

22, 17, 14, 18, 18, 12, 19, 14, 19, 15
25, 18, 18, 17, 9, 19, 16, 17, 15, 19 } 341 : 20 = 17.

II. 1 goutte de culture d'infusoires + 6 gouttes d'eau distillée + 1 goutte d'acide nitrique (1/5000) + 1 goutte d'émulsion de carmin :

21, 29, 15, 21, 10, 21, 20, 19, 14, 22
17, 20, 23, 20, 18, 22, 21, 19, 20, 17 } 579 : 20 = 19.

III. 1 goutte de culture d'infusoires + 5 gouttes d'eau distillée + 2 gouttes d'acide nitrique + 1 goutte d'émulsion de carmin :

23, 21, 21, 19, 18, 16, 23, 24, 11, 18
19, 22, 21, 19, 21, 14, 19, 22, 24, 21 } 396 : 20 = 19,8.

IV. 1 goutte de culture d'infusoires + 4 gouttes d'eau distillée + 3 gouttes d'acide nitrique + 1 goutte d'émulsion de carmin :

16, 24, 19, 18, 23, 17, 23, 24, 22, 24
25, 26, 17, 21, 16, 22, 15, 18, 20, 21 } 400 : 20 = 20.

V. 1 goutte de culture d'infusoires + 3 gouttes d'eau distillée + 4 gouttes d'acide nitrique + 1 goutte d'émulsion de carmin :

19, 13, 18, 20, 17, 19, 11, 13, 22, 19
18, 17, 14, 12, 20, 24, 18, 18, 10, 18 } 333 : 20 = 16,6.

VI. 1 goutte de culture d'infusoires + 2 gouttes d'eau distillée + 5 gouttes d'acide nitrique + 1 goutte d'émulsion de carmin :

14, 18, 11, 9, 13, 10, 8, 16, 24, 18
13, 9, 11, 18, 17, 11, 13, 14, 15, 10 } 272 : 20 = 13,6

EXPÉRIENCE N° 7.

Action de l'acide acétique sur la formation des vacuoles digestives.

I. 1 goutte de culture d'infusoires + 7 gouttes d'eau dis-

tillée + 1 goutte d'émulsion de carmin. Les infusoires ont formé en 30 minutes le nombre suivant de vacuoles :

10, 20, 16, 15, 18, 18, 12, 18, 15, 18
15, 16, 14, 14, 15, 14, 24, 13, 15, 18 } 318 : 20 = 15,9.

II. 1 goutte de culture d'infusoires + 6 gouttes d'eau distillée + 1 goutte d'acide acétique (1 : 8000) + 1 goutte d'émulsion de carmin.

14, 15, 23, 17, 20, 17, 13, 18, 19, 17
12, 14, 20, 23, 17, 17, 20, 24, 21, 19 } 360 : 20 = 18.

III. 1 goutte de culture d'infusoires + 5 gouttes d'eau distillée + 2 gouttes d'acide acétique + 1 goutte d'émulsion de carmin.

26, 17, 19, 21, 16, 19, 17, 20, 22, 17
16, 19, 18, 19, 18, 19, 16, 18, 16, 22 } 375 : 20 = 18,7.

IV. 1 goutte de culture d'infusoires + 4 gouttes d'eau distillée + 3 gouttes d'acide acétique + 1 goutte d'émulsion de carmin.

14, 16, 17, 24, 18, 22, 19, 19, 22, 14
20, 17, 14, 23, 19, 25, 15, 13, 16, 20 } 367 : 20 = 18,3.

V. 1 goutte de culture d'infusoire + 3 gouttes d'eau distillée + 4 gouttes d'acide acétique + 1 goutte d'émulsion de carmin.

22, 22, 18, 21, 18, 15, 26, 26, 16, 20
19, 19, 18, 21, 12, 24, 21, 19, 19, 18 } 394 : 20 = 19,7.

VI. 1 goutte de culture d'infusoires + 2 gouttes d'eau distillée + 5 gouttes d'acide acétique + 1 goutte d'émulsion de carmin.

22, 16, 11, 17, 22, 21, 22, 17, 16, 23
13, 16, 20, 19, 19, 15, 23, 23, 22, 19 } 376 : 20 = 18,8.

VII. 1 goutte de culture d'infusoire + 1 goutte d'eau distillée + 1 goutte d'émulsion de carmin.

19, 16, 18, 21, 18, 22, 17, 15, 21, 17
23, 18, 16, 16, 17, 19, 22, 15, 21, 19 } 370 : 20 = 18,5.

Ainsi nous voyons que les doses minimes d'acide nitrique et d'acide acétique augmentent l'intensité du processus de

formation des vacuoles digestives ; cette action atteint son maximum à une certaine dose et diminue ensuite si la dose augmente.

Des expériences analogues ont été faites avec d'autres acides et on a obtenu a peu près les mêmes résultats. J'ai étudié ensuite l'action des alcalis sur la formation des vacuoles digestives.

Expérience N° 8.

Action de la soude sur la formation des vacuoles digestives chez les infusoires.

I. 1 goutte de culture d'infusoires + 7 gouttes d'eau distillée + 1 goutte d'émulsion de sépia. En 30 minutes les infusoires ont formé le nombre suivant de vacuoles :

18, 16, 12, 14, 11, 10, 17, 19, 16, 16
17, 14, 10, 13, 19, 17, 15, 16, 15, 18 } 303 : 20 = 15,1.

II. 1 goutte de culture d'infusoires + 6 gouttes d'eau distillée + 1 goutte NaOH (0,05 %) + 1 goutte d'émulsion de sépia.

16, 12, 14, 17, 11, 18, 13, 12, 14, 10
3, 18, 11, 10, 17, 8, 14, 15, 12, 11 } 266 : 20 = 13,3.

III. 1 goutte de culture d'infusoires + 5 gouttes d'eau distillée + 2 gouttes NaOH + 1 goutte d'émulsion de sépia.

15, 12, 13, 11, 14, 13, 9, 12, 17, 11
14, 18, 10, 12, 10, 13, 16, 9, 11, 8 } 248 : 20 = 12,4.

IV. 1 goutte de culture d'infusoires + 4 gouttes d'eau distillée + 3 gouttes NaOH + 1 goutte d'émulsion de sépia.

12, 15, 16, 11, 13, 14, 20, 7, 12, 8
15, 10, 10, 14, 8, 13, 11, 7, 12, 9 } 237 : 20 = 11,8.

V. 1 goutte de culture d'infusoires + 3 gouttes d'eau distillée + 4 gouttes NaOH + 1 goutte d'émulsion de sépia.

11, 16, 7, 13, 9, 9, 14, 12, 10, 12
12, 6, 14, 11, 9, 8, 13, 16, 9, 7 } 218 : 20 = 10,9.

VI. 1 goutte de culture d'infusoires + 1 goutte d'eau distillée + 6 gouttes NaOH + 1 goutte d'émulsion de sépia.

13, 18, 12, 12, 15, 10, 11, 8, 12, 14 }
6, 11, 7, 7, 13, 12, 10, 14, 9, 8 } 212 : 20 = 10,6

VII. 1 goutte de culture d'infusoires + 7 gouttes NaOH + 1 goutte d'émulsion de sépia.

7, 13, 9, 16, 11, 8, 10, 13, 7, 6 }
11, 4, 12, 13, 9, 9, 16, 18, 7, 10 } 199 : 20 = 9,8.

J'ai fait plusieurs expériences analogues avec d'autres alcalis et j'ai toujours observé que les alcalis, même pris en doses minimes diminuent d'une façon sensible le nombre des vacuoles formées par les infusoires. Je n'ai jamais remarqué que les alcalis soient capables comme les acides d'augmenter chez les infusoires l'intensité des processus digestifs.

Comme pendant à ces expériences j'en ai fait encore une.

Une portion de levure de bière est traitée pendant plusieurs heures par une solution de Congoroth faiblement acidulée de quelques gouttes d'acide, une autre portion est traitée de la même façon par une solution alcalinisée de Congoroth. Ces levures sont ensuite centrifugées et lavées dans l'eau pure. La première portion de levure est colorée en noir, car en milieu acide le Congoroth devient bleu foncé ; la seconde portion est colorée en rouge-vif. Ensuite une portion de la culture E d'infusoires est nourrie de levure bleue, une autre de levure rouge.

Les infusoires nourris pendant 30 minutes de levures acides ont formé le nombre suivant de vacuoles :

12, 14, 11, 15, 10, 16, 13, 18, 16, 14 }
12, 18, 10, 13, 9, 14, 14, 15, 17, 11 } 272 : 20 = 13,6.

Les infusoires nourris de levures alcalinisées ont donné les nombres suivants de vacuoles :

8, 3, 0, 5, 4, 8, 2, 0, 9, 5 }
0, 3, 2, 0, 2, 8, 1, 6, 0, 4 } 70 : 20 = 3,5.

Ainsi dans ces conditions également les infusoires préfèrent la levure acidulée à la levure alcalinisée.

J'ai étudié en outre l'action de différentes doses d'alcool,

d'éther et de solutions de quelques autres corps sur la formation des vacuoles digestives.

D'après les recherches de Löw, de MATHÉNY (**1910**), les infusoires peuvent supporter des doses assez fortes d'alcool. Certains observateurs croient que les doses faibles d'alcool augmentent l'intensité de l'activité des infusoires, d'autres observateurs sont au contraire arrivés à des résultats négatifs sous ce rapport.

EXPÉRIENCE N° 9.

Action de l'alcool sur la formation des vacuoles digestives.

I. 1 goutte de culture d'infusoires + 8 gouttes d'eau + 1 goutte d'émulsion de sépia. En 30 minutes les infusoires ont formé le nombre suivant de vacuoles :

17, 22, 11, 17, 16, 15, 18, 15, 13, 19
14, 8, 19, 14, 10, 16, 8, 16, 10, 12 } 290 : 20 = 14,5.

II. 1 goutte de culture d'infusoires + 7 gouttes d'eau + 1 goutte d'alcool (4 %) + 1 goutte d'émulsion de sépia :

20, 15, 16, 8, 13, 16, 18, 14, 17, 21
13, 16, 11, 14, 16, 12, 9, 12, 8, 14 } 284 : 20 = 14,2.

III. 1 goutte de culture d'infusoires + 6 gouttes d'eau + 2 gouttes d'alcool + 1 goutte de sépia.

18, 17, 7, 14, 19, 17, 13, 9, 18, 11
18, 21, 8, 10, 16, 14, 11, 19, 17, 16 } 293 : 20 = 14,6.

IV. 1 goutte de culture d'infusoires + 5 gouttes d'eau + 3 gouttes d'alcool + 1 goutte d'émulsion de sépia.

16, 22, 19, 18, 19, 18, 20, 13, 17, 19
9, 16, 22, 17, 24, 19, 21, 17, 18, 11 } 355 : 20 = 17,7.

V. 1 goutte de culture d'infusoires + 4 gouttes d'alcool + 1 goutte d'émulsion de sépia.

17, 14, 15, 20, 21, 7, 11, 17, 12, 12
6, 8, 7, 15, 9, 11, 10, 15, 15, 19 } 271 : 20 = 13,5.

VI. 1 goutte de culture d'infusoires + 3 gouttes d'eau + 5 gouttes d'alcool + 1 goutte d'émulsion de sépia.

16, 14, 3, 14, 18, 5, 15, 14, 13, 13
11, 12, 7, 13, 12, 13, 8, 17, 16, 9 } 253 ; 20 = 12,6.

Cette expérience a été refaite avec cette seule différence que les infusoires ont été nourris 40 minutes au lieu de 30.

I. 1 goutte de culture d'infusoires + 8 gouttes d'eau + 1 goutte d'émulsion de sépia.

17, 21, 23, 19, 20, 24, 17, 18, 15, 18
19, 16, 19, 17, 22, 18, 20, 19, 17, 21 } 382 : 20 = 19,1.

II. 1 goutte de culture d'infusoires + 7 gouttes d'eau + 9 gouttes d'alcool + 1 goutte d'émulsion de sépia.

17, 20, 18, 21, 16, 24, 18, 15, 16, 20
12, 13, 17, 17, 15, 19, 14, 13, 16, 21 } 342 : 20 = 17,1.

III. 1 goutte de culture d'infusoires + 6 gouttes d'eau + 2 gouttes d'alcool + 1 goutte d'émulsion de sépia.

13, 15, 20, 14, 15, 18, 9, 7, 13, 16
17, 14, 16, 18, 20, 13, 9, 17, 18, 13 } 295 : 20 = 14,7

IV. 1 goutte de culture d'infusoires + 5 gouttes d'eau + 3 gouttes d'alcool + 1 goutte d'émulsion de sépia.

16, 15, 19, 10, 16, 18, 13, 16, 8, 12
15, 16, 18, 15, 12, 14. 17, 14, 13, 8 } 285 : 20 = 14,2

V. 1 goutte de culture d'infusoires + 4 gouttes d'eau + 4 gouttes d'alcool + 1 goutte d'émulsion de sépia.

18, 14, 19, 17, 14, 20, 12, 6, 15, 7
7, 9, 11, 13, 12, 10. 9, 16, 14, 12 } 255 : 20 — 12,7

VI. 1 goutte de culture d'infusoires + 3 gouttes d'eau + 5 gouttes d'alcool + 1 goutte d'émulsion de sépia.

10, 21, 7, 14. 6, 13, 9, 9, 11, 18
14, 3, 10, 17, 8, 13, 8, 4, 12, 0 } 204 : 20 — 10, 2

Ainsi nous voyons que certaines doses d'alcool rendent plus intense le processus de formation des vacuoles digestives si ces doses n'agissent pas plus de 30 minutes, mais si les mêmes doses agissent sur les infusoires pendant 40 minutes au lieu de 30, l'effet produit est l'inverse, c'est-à-dire l'alcool agit alors d'une façon opprimante sur la formation des vacuoles. Cette action opprimante de l'alcool croît au fur et à mesure qu'on en augmente la dose.

EXPÉRIENCE N° 10.

Action de l'éther sur la formation des vacuoles digestives.

I. 1 goutte de culture d'infusoires + 8 gouttes d'eau + 1 goutte d'émulsion de carmin ; en 30 minutes les infusoires ont formé le nombre suivant de vacuoles :

17, 8, 0, 13, 11, 4, 11, 6, 10, 7
9, 9, 10, 12, 15, 17, 10, 14, 9, 12 } 185 : 20 = 9,2.

II. 1 goutte de culture d'infusoires + 7 gouttes d'eau + 1 goutte d'éther (4 %) + 1 goutte d'émulsion de carmin.

6, 16, 6, 10, 10, 14, 10, 20, 12, 7
19, 7, 17, 0, 13, 10, 5, 18, 17, 13 } 232 : 20 = 11,6.

III. 1 goutte de culture d'infusoires + 1 goutte d'eau + 2 gouttes d'éther + 1 goutte d'émulsion de carmin.

11, 4, 2, 10, 2, 0, 11, 0, 19, 2
21, 20, 20, 13, 13, 19, 8, 18, 14, 10 } 217 : 20 = 10,8.

IV. 1 goutte de culture d'infusoires + 5 gouttes d'eau + 3 gouttes d'éther + 1 goutte d'émulsion de carmin.

21, 12, 10, 17, 7, 10, 23, 0, 11, 13
4, 14, 15, 15, 5, 15, 18, 6, 15, 0 } 231 : 20 = 11,5.

V. 1 goutte de culture d'infusoires + 4 gouttes d'eau + 4 gouttes d'éther + 1 goutte d'émulsion de carmin.

10, 13, 0, 18, 19, 22, 3, 7, 1, 15
3, 10, 5, 6, 0, 17, 14, 13, 10, 7 } 193 : 20 = 9,6.

VI. 1 goutte de culture d'infusoires + 3 gouttes d'eau + 5 gouttes d'éther + 1 goutte d'émulsion de carmin.

9, 1, 11, 12, 13, 5, 22, 11, 1, 20
14, 12, 0, 11, 0, 3, 7. 10, 5, 9 } 182 : 20 = 9,1.

VII. 1 goutte de culture d'infusoires + 1 goutte d'eau + 7 gouttes d'éther + 1 goutte d'émulsion de carmin.

5, 0, 0, 12, 14, 0, 13, 16, 5, 6
11, 0, 0, 14, 8, 0, 7, 5, 7, 0 } 123 : 20 = 6,1.

L'éther exerce donc sur la formation des vacuoles la même

action que l'alcool ; en petites doses il augmente, en doses plus grandes il diminue l'intensité du processus de formation des vacuoles digestives.

Des expériences analogues ont été faites avec un certain nombre d'autres substances ; je ne les citerai pas en détail, cela serait trop long. Les résultats définitifs de ces expériences sont groupés au tableau VII. En examinant le tableau VII nous voyons que certaines substances agissent sur les infusoires comme les acides en stimulant en faibles doses le processus de formation des vacuoles digestives ; d'autres substances agissent, au contraire, comme les alcalis en opprimant en toute dose la formation des vacuoles digestives. Parmi les combinaisons arsénicales, j'ai étudié l'action de deux substances seulement : de l'iodure d'arsenic et de la préparation « 606 » d'Erlich.

TABLEAU VII

Action de différentes substances sur la formation des vacuoles digestives.

SUBSTANCES ÉTUDIÉES	DOSES DES SUBSTANCES ÉTUDIÉES (*)								
	0	1	2	3	4	5	6	7	8
Acide chlorhydrique 0 05 %	15,3	16,6	14,4	13,5	12,3	8,5	5,3		
— —	18,9	20,5	21,6	20	20	18,7	13,7	10,1	8,2
NaHO. (0 1 %)	10,8	9,3	9,2	9,3	9,1	8,2	8	6,3	
NaHO. (0 05 %)	15,1	13,3	12,4	11,8	10,9	11,3	10,3	9,8	
Bicarbonate de soude (2 %)	15	14,7	13,7	13	12,3	12,1			
Strychnine 1 : 2000	15,2	13	14,3	8,8	7,5	5,2			
Iodure d'arsenic 1 : 3000...	13,6	13,5	14,5	13,3	9,8	8			
— —	10,8	12,6	13,5	10,8	8,2	7,1	5,3		
606 d'Erhlich............	12,1	11,3	10,1	9,5	9,8	8,6	5,7		

(*) Ces doses sont indiquées en gouttes; aux portions égales de culture d'infusoires on a ajouté de l'eau et de la substance étudiée de telle façon que le nombre des gouttes ajoutées soit toujours égal à 8.

L'iodure d'arsenic est extrêmement toxique pour les infusoires, même en doses faibles ; néanmoins en certaines doses elle peut stimuler l'activité des infusoires. La préparation « 606 » d'Erlich est au contraire peu toxique pour les infusoires même en doses fortes et ce corps n'exerce point d'action stimulante sur la formation des vacuoles. Autant qu'on peut conclure de ces observations si peu nombreuses on peut dire que plus une substance est toxique aux Protozoaires, plus elle est capable de stimuler dans certaines conditions leur activité.

VI. Action de la température sur la formation des vacuoles digestives.

L'action de la température sur les Protozoaires a depuis longtemps attiré l'attention des observateurs.

SPALANZZANI a déjà établi en 1776 que les infusoires peuvent supporter — 9° si l'eau dans laquelle ils se trouvent ne gèle pas. GUANZATI et GLEICHEN ont montré en 1778 que les infusoires peuvent être gelés sans être tués s'ils ne restent pas trop longtemps en cet état. BOEHM a gelé successivement plusieurs fois les Naganatrypanosomes et en inoculant ensuite aux animaux ces parasites il a pu obtenir des infections.

Les infusoires peuvent supporter sans doute des températures très basses à l'état enkysté. Quant à la limite supérieure de la température, les Protozoaires ne supportent pas comme le montrent les recherches de KÜHNE, ENGELMANN, VERWORN etc., des températures qui dépassent 40-45°.

D'après MENDELSSOHN (1895) qui a étudié les phénomènes thermotropiques des infusoires l'optimum thermique de *Paramecium*, *Stentor*, *Pleuronema* et de quelques autres infusoires se trouve entre 24-30°. Des températures trop basses ou trop hautes produisent déjà une certaine excitation sur les infusoires qui commencent alors à rechercher leur optimum thermique. Au fur et à mesure que la température

s'élève, les mouvements des infusoires deviennent de plus en plus vifs et animés, et une certaine limite une fois dépassée, ils s'arrêtent tout à coup présentant une sorte de phénomènes tétaniques analogues à ceux qu'ils présentent s'ils sont soumis à des excitations chimiques ou mécaniques trop fortes.

On sait que Vant Hoff a établi pour les réactions chimiques une règle d'après laquelle la vitesse des réactions chimiques devient 2-3 fois plus grande toutes les fois que la température du milieu s'élève de 10°. On a trouvé ensuite que cette règle est valable non seulement pour les réactions chimiques mais même pour les processus vitaux.

On a fait d'intéressantes observations dans ce sens. Kanitz (1907), en étudiant les vacuoles pulsatilles a constaté qu'elles obéissent à la règle de Vant Hoff, c'est-à-dire, qu'il a trouvé que les pulsations de ces vacuoles deviennent 2-3 fois plus rapides toutes les fois que la température s'élève de 10°. Prowazek en étudiant l'action de la strychnine sur les infusoires a également constaté que la strychnine agit presque deux fois plus vite si la température s'élève de 10°. Ainsi, par exemple, à 0° la strychnine demande pour agir 43 minutes ; à 10° elle agit déjà au bout de 28 minutes ; à 20° au bout de 14 minutes et à 30° elle agit au bout de 8 minutes seulement.

En abordant l'étude de l'action de la température sur la digestion chez les infusoires, j'avais l'intention d'étudier d'abord l'action de différentes températures sur les processus d'absorption de la nourriture et de formation des vacuoles digestives et de voir ensuite si ces processus suivent la règle de Vant Hoff.

Des expériences ont été faites de la façon suivante. On plaça des verres de montre contenant un peu d'infusion de foin additionnée d'émulsion de carmin dans de l'eau froide ou dans de la neige fondante ou dans une étuve réglée à une certaine température etc. Au bout de trente minutes, on compta le nombre des vacuoles formées par les infusoires.

Expérience N° 11.

Action de la température sur la formation des vacuoles digestives.

1) Culture A.

I. A 0°, les infusoires ne forment pas ordinairement de vacuoles ; rarement j'ai trouvé une vacuole chez un ou deux infusoires.

II. A 10°, les infusoires ont formé le nombre suivant de vacuoles :

2, 2, 1, 3, 2, 4, 2, 5, 2, 3
2, 3, 4, 2, 3, 2, 3, 3, 1, 2 — 51 : 20 = 2,5.

III. à 20° :

6, 4, 7, 7, 8, 5, 9, 6, 7, 7
6, 9, 7, 8, 5, 8, 7, 5, 8, 6 — 135 : 20 = 6,7.

IV. à 30° :

16, 19, 12, 13, 17, 15, 8, 14, 13 15
9, 16, 11, 17, 12, 16, 16, 14, 15, 20 — 288 : 20 = 14,4.

2) Culture F.

I. A 0° — 2-3 vacuoles.

II. A 10°, les infusoires ont formé le nombre suivant de vacuoles :

2, 0, 1, 1, 2, 3, 2, 2, 3, 2
1, 1, 3, 3, 1, 2, .1, 3, 2, 3 — 38 : 20 = 1,9.

III. à 20° :

12, 13, 15, 11, 15, 16, 16, 17, 14, 11
16, 15, 16, 17, 15, 13, 14, 12, 11, 10 — 279 : 20 = 13,9.

IV. à 30° :

16, 18, 19, 18, 15, 16, 15, 13, 14, 18
20, 8, 17, 16, 13, 21, 15, 14, 15, 16 — 317 : 20 = 15,8.

3) Culture C.

I. à 0° — pas de vacuoles.

II. à 10° — 2,8.

III. à 20° — 11,8.

IV. à 30° — 2,5.

V. à 32° — 24,1

et 34-35°, les infusoires deviennent immobiles et périssent bientôt.

De toutes ces expériences, on peut conclure, que les températures basses ralentissent le processus de formation des vacuoles digestives et que, au fur et à mesure de l'élévation de la température, l'intensité de ce processus augmente continuellement. A chaque élévation de la température de 10° le nombre des vacuoles formées par les infusoires augmente plusieurs fois, mais cette augmentation ne suit pas toujours la règle de Vant Hoff. Ce n'est que dans la première expérience faite avec la culture A que l'augmentation du nombre des vacuoles s'est produite d'accord avec cette règle. Toutes les autres expériences n'ont pas donné de résultats très nets.

VII. Choix de la nourriture.

On peut diviser d'après Maupas tous les infusoires Ciliés en deux groupes au point de vue de leur manière d'englober la nourriture.

1) Les ciliés à tourbillon alimentaire.

2) Les ciliés chasseurs.

Les premiers ont leur bouche toujours ouverte. A l'aide de leurs cils péribuccaux ils produisent continuellement un tourbillon ou un courant d'eau qui se dirige vers le pharynx en y entraînant les corpuscules suspendus dans l'eau (encre de Chine, carmin, indigo, etc.). Toutes ces substances indigestes englobées par l'infusoire circulent ensuite par tout son corps à l'intérieur des vacuoles digestives ; elles sont ensuite rejetées intactes avec des excréments. Tout cela nous permet de conclure, pense Maupas, que ces infusoires ne sont point capables de choisir leur nourriture et qu'ils absorbent toutes les parcelles solides à qui leur taille et leur forme permet d'être entraînées vers le pharynx par le courant d'eau produit par l'infusoire et d'être ensuite absorbées par lui.

La bouche des Ciliés chasseurs est au contraire ordinairement fermée. Pour avaler leur proie, ces Ciliés ouvrent leur bouche comme le font les animaux supérieurs. Ces infusoires sont

toujours en mouvement, toujours occupés à la recherche de leur proie. S'ils rencontrent un infusoire, par exemple, ils le tuent d'abord avec leurs trichocystes et l'avalent ensuite en ouvrant largement leur bouche.

Tous les Ciliés chasseurs ne mangent que des proies vivantes à la chasse desquelles ils passent tout leur temps.

Certains Ciliés chasseurs ne poursuivent dans leur chasse qu'une seule espèce d'infusoires en négligeant toutes les autres. Ainsi, d'après Balbiani, *Didinium*, le plus vorace parmi les infusoires carnassiers d'eau douce, se nourrit toujours du *Paramecium aurelia* et n'attaque guère jamais le *P. bursaria*. D'autres Ciliés chasseurs ne se nourrissent que de petites algues. Ainsi il n'y a aucun doute que les Ciliés chasseurs choisissent leur proie.

Le tout est de savoir comment il faut expliquer ce choix !

Certains observateurs expliquent ce choix par une sorte d'affinité chimique qui doit exister entre un organisme et sa nourriture ; certains la comparent à l'action d'un aimant qui choisit, on peut le dire, les parcelles de fer parmi les autres et qui n'attire que les premières. Enfin, la plupart des biologistes croient que le choix de la nourriture par les Ciliés chasseurs peut être facilement expliqué par la structure particulière de leur bouche qui ne leur permet d'avaler qu'une espèce de proie strictement déterminée. Je laisse de côté les Ciliés chasseurs dont on peut toujours dire que chez eux le choix de la nourriture est déterminé par la structure de l'appareil buccal et je passe à une autre catégorie d'infusoires qui, d'après l'opinion presque unanime de tous les observateurs, sont dépourvus de la faculté de choisir leur nourriture. Ces infusoires ont leur bouche continuellement ouverte ; des cils péribuccaux produisent un courant d'eau qui entraîne la nourriture vers le fond du pharynx où se forment des vacuoles digestives. Les Paramécies sont des représentants typiques des infusoires de ce genre. Il y a quelques années, j'ai publié une communication préliminaire où j'ai démontré que *les Paramécies sont non*

seulement capables de choisir leur nourriture, mais qu'ils peuvent même apprendre à la choisir. Depuis lors, j'ai refait et vérifié les expériences que j'ai citées dans ma note et les résultats que j'y ai annoncés se sont complètement confirmés.

Les expériences que j'ai communiquées plus haut, nous démontrent déjà que les Paramécies sont loin d'absorber d'une même façon les corpuscules de nature différente. Ils absorbent plus volontiers certaines substances, négligent les autres et peuvent même parfois refuser complètement certaines.

Les Paramécies absorbent, par exemple, plus volontiers du jaune d'œuf que du carmin.

Il faut se demander à présent comment les infusoires vont absorber différentes substances si au lieu de leur offrir chaque substance particulière séparément on leur en donne à la fois un mélange de deux ou de plusieurs. Absorberont-ils toutes les substances offertes avec la même intensité, avec laquelle ils en avalaient quand ils n'avaient à leur disposition qu'une seule de ces substances, ou au contraire vont-ils en absorber exclusivement certaines en négligeant plus ou moins complètement les autres ? J'ai fait tout une série d'expériences à ce sujet.

Expérience N° 12.

a) *Infusoires nourris de carmin seul.*

Les infusoires de la culture E sont nourris de carmin pur pendant 30 minutes ; on compte ensuite chez 20 infusoires le nombre des vacuoles digestives formées :

16, 14, 15, 16, 16, 17, 15, 11, 12, 14 }
13, 13, 11, 18, 12, 15, 11, 5, 18, 14 } 276 : 20 = 13,8.

b) *Infusoires nourris d'un mélange de carmin et de jaune d'œuf.*

Les infusoires de la même culture E sont nourris de mélange en proportions égales de carmin et de jaune d'œuf ; la dose de carmin que contient ce mélange est la même que dans l'expérience précédente. Les limites des vacuoles digestives formées

sont peu nettes ; ces vacuoles sont surtout remplies de jaune d'œuf ; quelques grains de carmin se rencontrent à l'intérieur de certaines d'entre elles. Le nombre des vacuoles digestives qui contenaient du carmin fut le suivant :

2, 1, 0, 3, 0, 2, 0, 0, 2, 0
0, 1, 3, 0, 0, 2, 1, 0, 4, 0 } 19 : 20 = 0,9.

c) *Infusoires nourris de mélange de carmin et de craie.*

Après que les infusoires de la culture E eurent été nourris pendant 30 minutes d'un mélange de craie et de carmin, ces infusoires ont formé le nombre suivant de vacuoles à carmin :

16, 10, 11, 9, 15, 8, 12, 10, 14, 9
14, 7, 11, 14, 11, 8, 13, 15, 12, 8 } 228 : 20 = 11,4.

L'une des expériences antérieures nous a déjà montré que les infusoires absorbent moins volontiers la craie que le carmin. Voilà pourquoi les vacuoles digestives formées pendant cette expérience ont été remplies surtout de carmin. Ce n'est que par endroits qu'on peut observer en elles quelques grains de craie parmi les nombreux grains de carmin.

d) *Infusoires nourris d'un mélange de carmin et de sépia.*

Le nombre des vacuoles formées fut le suivant :

19, 16, 20, 15, 14, 21, 17, 18, 18, 17
20, 17, 15, 19, 19, 18, 13, 17, 20, 16 } 349 : 20 = 17,4.

Dans ce cas-là on ne peut guère observer à l'intérieur du corps des infusoires que des vacuoles digestives remplies de sépia. Rarement on rencontre dans certaines vacuoles quelques grains de carmin ; ces vacuoles présentent alors une teinte brune.

e) *Infusoires nourris de mélange de carmin et de Bacillus proteus.*

Le nombre des vacuoles digestives qui renferment du carmin fut le suivant :

2, 7, 1, 4, 3, 5, 9, 1, 6, 11
0, 2, 2, 7, 0, 0, 2, 6, 8, 1 } 75 : 20 = 3,7

Dans ce cas là aussi on n'observe pas non plus de vacuoles bourrées de carmin, comme on peut en observer quand les infusoires en sont exclusivement nourris. Ce n'est que quelques

grains de carmin qui se rencontrent à l'intérieur de certaines vacuoles remplies surtout de bactéries.

Des expériences analogues ont été faites avec les infusoires d'autres cultures et j'ai toujours observé les mêmes résultats.

f) *Infusoires nourris d'un mélange de levure de bière colorée de différentes façons.*

Ces expériences présentent un intérêt particulier, car les levures de bière ont des dimensions assez grandes pour permettre de suivre le processus même de formation des vacuoles digestives.

Les expériences antérieures nous ont déjà montré que les infusoires absorbent volontiers des levures traitées par une couleur inoffensive (par ex. le Congoroth (1) et mangent très peu de levures colorées d'une matière toxique (par ex. le thionine phéniqué).

a) Les infusoires de la culture F sont nourris de levures de bière colorées en bleu avec de la thionine phéniquée. Le nombre des vacuoles formées est de :

0, 0, 2, 0, 0, 4, 0, 6, 2, 0
5, 0, 0, 6, 0, 0, 0, 1, 0, 0 } 26 : 20 = 1,3.

b) Les infusoires de la même culture sont nourris de levures de bière colorées en rouge avec du Congoroth.

18, 15, 11, 16, 19, 15, 14, 18, 13, 13
18, 16, 14, 12, 12, 14, 13, 10, 16, 18 } 285 : 20 = 14,2.

c) Les infusoires de la même culture sont nourris d'un mélange en proportions égales de levures bleues et rouges. Les vacuoles digestives formées par ces infusoires en 30 minutes sont colorées surtout en rouge, car elles renferment presque exclusivement des levures traitées par le Congoroth ; il y a très peu de vacuoles bleues ; par endroits, on peut trouver des vacuoles brunes, qui contiennent à la fois des levures rouges et des bleues, des premières cependant en plus grande quantité que des dernières.

(1) Ces levures de bière prennent ordinairement très mal le Congoroth ; pour qu'elles en soit mieux imprégnées, il est nécessaire de les faire bouillir quelques minutes dans une solution de cette couleur.

J'ai compté chez 20 infusoires le nombre des vacuoles rouges et brunes qu'ils avaient formées :

$$\frac{\text{vacuoles rouges : } 5, 5, 4, 3, 3, 4, 5, 4, 5, 5, 4, 4, 5, 4, 2, 4, 5, 5, 4, 5}{\text{vacuoles brunes : } 0, 1, 0, 1, 1, 0, 1, 0, 0, 1, 0. 1, 1, 0, 0, 0, 1, 0, 0, 1} = \frac{85 : 20}{9 : 20} = \frac{4,2}{0,4}$$

Ainsi 91 %, 3 des vacuoles formées par ces infusoires sont remplies exclusivement de levures rouges, et ce n'est que 8 %, 7 des vacuoles qui contiennent à la fois des levures rouges et des bleues. J'ai répété plusieurs fois cette expérience, quelquefois je prenais une partie de levures rouges pour cinq parties de levures bleues, de sorte qu'il y avait cinq cellules de levure colorées en bleu pour une cellule colorée en rouge ; ce mélange présente une coloration bleue. Néanmoins la plupart des vacuoles formées par les Paramécies nourris de ce mélange étaient remplies de levures rouges.

Ainsi, il n'y a aucun doute que les Paramécies sont capables de distinguer une substance alimentaire d'une autre et de choisir dans le mélange de ces subsotnces la plus utile et la moins toxique.

Mais comment, par quels procédés se fait ce choix ?

Si l'absorption de la nourriture s'effectuait d'une façon aussi mécanique que l'imaginent BÜTSCHLI, MAUPAS et quelques autres observateurs, c'est-à-dire si les parcelles alimentaires étaient entraînées par un tourbillon produit par les cils péribuccaux de l'infusoire vers le fond du pharynx où elles seraient englobées par l'endoplasma, ce choix ne serait pas possible. Les choses doivent se passer évidemment d'une autre manière. En nourrissant les infusoires de levure de bière, on peut observer assez facilement la manière dont ils prennent leur nourriture, car les cellules de levure de bière sont assez grandes pour permettre de suivre directement au microscope la façon dont elles sont englobées par l'infusoire. On peut alors voir très bien que les cils péribuccaux de l'infusoire prennent une part active dans l'absorption de la nourriture. Ils repoussent et chassent plus loin les corpuscules qui ne doivent pas pénétrer dans le pharynx. Ainsi ce sont les cils péribuccaux qui repoussent ou

font passer dans le pharynx les différents corpuscules suivant leur nature.

Si les infusoires peuvent en effet choisir leur nourriture, ils doivent distinguer les corps indigestes des substances assimilables. On doit supposer que les infusoires possèdent quelque chose d'analogue au sens du goût des animaux supérieurs et qu'ils doivent avoir par conséquent un organe ou plutôt un organel par lequel ils percevraient des sensations gustatives. Cet organel est très probablement formé de cils péribuccaux. En observant leurs mouvements pendant le processus d'absorption de la nourriture, on peut voir facilement que ce sont ces cils seulement qui viennent au contact des parcelles alimentaires.

ARTHUR SCHAEFFER (**1910**) a publié l'année dernière un grand travail détaillé dans lequel il communique ses observations sur le choix de la nourriture chez le *Stentor cœruleus* et sur la manière dont cet infusoire se nourrit. Il a démontré par une série d'expériences ingénieuses que le *Stentor* est capable de choisir et de distinguer sa nourriture. Non seulement il distingue les différentes espèces de microorganismes (*Phacus, Euglena*), mais il distingue même les différentes substances indigestes (par ex. le carmin, l'encre de Chine, le soufre, le verre pilé, etc.). Il préfère certaines espèces de microorganismes (*Euglena, Phacus triqueter*) qu'il absorbe très volontiers à d'autres (*Phacus longicaudus, Trachelomonas hispida*) qu'il avale très rarement ; et même quelquefois s'il lui arrive d'avaler un pareil organisme, il le rejette aussitôt au dehors.

En discutant les différents procédés dont peut s'effectuer ce choix de la nourriture SCHAEFFER arrive à cette conclusion que ce n'est que de deux façons que le *Stentor* peut reconnaître et choisir sa nourriture, ou bien au moyen de sensations en quelque sorte gustatives qui le renseignent sur la nature des corps qu'il rencontre ou bien par le toucher, en venant au contact des corpuscules qui flottent autour de lui.

« It was found in previous experiments that *Stentor* could

discriminate between *Phacus triqueter* and *Phacus longicaudus* and *Trach. volvocina* etc. In the experiment just preceding *Stentor* did not discriminate between living organisms and organisms killed wiht osmic acid, iodine etc. Now it seems improbable that *Stentor* selects upon a chemical basis, since it is hard to undestand how there could be a greater difference in « taste » between living *Phacus triqueter* and living *Phacus longicaudus,* where there was selection than between living *Phacus triqueter* and specimens of *Phacus* triqueter killed with acids, iodine etc. where there was no selection » (p. 810).

Plus loin Schaeffer conclut que *Stentor* est guidé dans le choix de la nourriture par le toucher et non pas par le sens du goût ou de l'olfaction.Cette conclusion doit mettre Schaeffer dans une position assez embarrassante. En effet, les sensations tactiles ne permettent d'apprécier un objet qu'au point de vue de sa forme, de son poids, ou de l'état de sa surface qui peut être lisse, rugueuse, etc. Si c'est par le poids que l'infusoire reconnaît sa nourriture, il ne pourrait pas distinguer les corpuscules qui ont à peu près le même poids, par exemple : les deux espèces de microorganismes. La forme des corpuscules ne peut le guider non plus dans le choix de sa nourriture. Il devrait alors avaler indifféremment des objets qui ont à peu près la même forme et la même surface, mais en réalité il absorbe des corps de forme différente, des algues unicellulaires, de petits infusoires, etc.

En terminant ce travail, Schaeffer écrit qu'il doit exister chez l'infusoire en outre du toucher un autre facteur encore qui sert à déterminer le choix de sa nourriture.

« It seems clear therefore that as far as my experiments go, no single quality such as weight, or form etc., is decisive for setting off the *Stentor's* ingesting mechanism in all case where descrimination occurs. Il is probable that more than one factor serves as a basis of discrimination ».

Je dois remarquer à ce sujet qu'il est difficile de se représenter un animal qui serait guidé uniquement par le sens du toucher dans le choix de sa nourriture. Le choix de la nourriture est un

acte qui doit être conforme à son but, c'est-à-dire qu'en choisissant sa nourriture l'animal doit distinguer les substances indigestes de celles qu'il peut digérer et assimiler, l'animal doit donc déterminer surtout la nature chimique des corps qu'il rencontre. Voilà pourquoi je crois que le choix de la nourriture ne peut être basé que sur les sensations gustatives ou olfactives. Toutes les expériences que j'ai tentées à cet égard sur les Paramécies confirment cette supposition.

S'il en est ainsi, et si le choix de la nourriture chez les infusoires est déterminé par les sensations gustatives qu'ils perçoivent, comment peut-il arriver que souvent les infusoires absorbent des substances inassimilables et parfois même des substances toxiques ?

Si les infusoires et tous les autres animaux n'employaient en nourriture que des substances absolument assimilables, il y a longtemps qu'ils auraient dû mourir de faim. Chaque aliment d'origine animal ou végétal contient beaucoup de substances qui restent inutilisées pendant la digestion et qui sont ensuite rejetées au dehors. Voilà pourquoi tous les animaux, les infusoires également, en choisissant leur nourriture doivent déterminer non si cette substance contient quelque chose d'inutilisable, mais ils doivent reconnaître surtout si elle a quelque chose d'assimilable.

On comprend à présent pourquoi non seulement les animaux inférieurs ou supérieurs, mais même l'homme peut se tromper en choisissant sa nourriture et avaler quelque chose d'inassimilable ou de toxique. Tout le monde connaît des cas d'empoisonnement des hommes et des animaux supérieurs par des champignons ou des herbes. Le sens du goût et la faculté d'apprendre à distinguer parmi les substances alimentaires les substances inutilisables ou toxiques préservent ces animaux de fautes ultérieures. C'est un fait d'observation vulgaire que dans le choix de leur nourriture les animaux sont guidés non seulement par des sensations gustatives actuelles, mais aussi bien par leur expérience antérieure. Il nous reste à savoir si

les animaux aussi inférieurs que les infusoires sont capables de profiter des leçons de leur expérience antérieure et d'apprendre à choisir mieux leur nourriture.

VIII. Les infusoires sont-ils capables d'apprendre à choisir leur nourriture ?

Il y a quelques années en m'occupant de l'étude de la digestion chez les infusoires, j'ai remarqué un fait curieux. Si l'on nourrit longtemps les Paramécies de carmin, ces infusoires cessent peu à peu d'en manger sans perdre la faculté d'absorber d'autres substances. Le temps nécessaire aux infusoires pour « apprendre » à distinguer le carmin des autres substances varie beaucoup pour les infusoires de différentes cultures. Quelquefois parmi les infusoires nourris depuis quelques jours de carmin, il y en a de nombreux qui le refusent ; dans d'autres cas il faut attendre plusieurs semaines avant d'observer des phénomènes analogues.

A. Schaeffer (**1910**) a répété ces expériences il y a un an, au laboratoire de M. le Prof. H. S. Jennings (Johns Hopkins University).

Schaeffer a également observé que les infusoires longtemps nourris de carmin refusent d'en absorber, mais il explique ce fait par cette circonstance que les grains de carmin s'agglomèrent peu à peu, tombent au fond du bocal et deviennent ainsi peu commodes à manger. Mais si l'on ajoute à cette culture du carmin frais, on pourra de nouveau observer l'absorption de carmin par les infusoires. Voici ce qu'il écrit à ce sujet :

« Métalnikow says that after his paramecia had cesed to take up carmine he stirred up the solution and yet the paramecia refused to ingest any more carmine. In my work also found this to be true, but I attributed this to the fact that the carmine is no longer mixed in the same way as it was originally, for the mucus excreted by the paramecia, and other colloïdal matter in the water, cause the carmine particles to stick

together, so that the paramecia no longer take this kind of carmine with readiness. Further MÉTALNIKOW states that if one takes some of these paramecia which have refused to eat carmine and place them in fresh carmine none is taken up. I have also tried this many times but in almost every case. I found that the paramecia again took up fresh carmine ; in some few cases I found paramecia which did not eat carmine under any circonstances, even if they were placed in fresh solutions, but close examination nearly always showed that these rare individuals either were deformed or had just previously devided and so were unable structurelly to ingest the grains of fresh carmine » (p. 888).

Dans un autre cas SCHAEFFER a observé que les infusoires qui ont cessé d'absorber du carmin continuaient à manger de l'encre de Chine ; il explique ce fait par cette circonstance que les grains de l'encre de Chine sont moindres que ceux du carmin (p. 885).

Cette explication ne peut être jugée suffisante, car dans d'autres cas les infusoires absorbent facilement ces mêmes grains de carmin ; donc ce n'est point dans les dimensions des grains qu'il faut chercher l'explication de ce fait.

Depuis la publication du travail de SCHÆFFER, j'ai refait de nouveau mes expériences en essayant d'accoutumer les infusoires à une substance déterminée ; j'ai trouvé l'explication pourquoi ces expériences ne réussissent pas toujours.

On procède de la façon suivante :

On prend un petit bocal dans lequel on met une abondante culture d'infusoires ; on y ajoute de la poudre très fine de carmin ou d'une autre substance ; 30 minutes après on prend une goutte de cette culture, on tue les infusoires que cette goutte contient par les vapeurs d'acide osmique et on compte le nombre des vacuoles digestives formées par ces infusoires ; on déduit la moyenne comme d'habitude.

Le jour suivant, on prend de nouveau une goutte de cette culture. Cette fois là tous les infusoires en sont pêchés avec un

tube capillaire et transportés dans une infusion de foin pure où ils sont laissés pendant 40-50 minutes jusqu'à ce qu'ils rejettent toutes leurs vacuoles digestives, formées auparavant. On ajoute ensuite de l'émulsion fraîche de carmin ; au bout de trente minutes, on compte le nombre des vacuoles formées. On procède ainsi chaque jour ; chaque fois on prend de l'émulsion fraîche de carmin dont les infusoires sont nourris pendant le même temps. Si l'on désire savoir comment varie du jour au jour la manière des infusoires de réagir sur la présence d'une substance, il est nécessaire que toutes les conditions du milieu dans lequel sont placés les infusoires restent les mêmes pendant toute la durée des observations. Voilà pourquoi on doit chaque jour replacer les infusoires dans une pareille infusion de foin, y ajouter une semblable émulsion de carmin et y laisser les infusoires pendant le même temps.

Pour éviter les complications inutiles de l'expérience qui en rendraient les résultats moins nets, on ne doit pas laisser les infusoires trop longtemps dans l'émulsion de carmin, car les infusoires obligés alors de repousser continuellement les grains de carmin pour ne pas leur permettre d'encombrer le pharynx finissent par se fatiguer rapidement, et peuvent à la fin laisser passer dans le pharynx quelques grains de carmin même s'ils refusait tout d'abord d'en absorber (1). Celui qui a vu les infusoires nager au milieu d'une épaisse émulsion sait très bien combien d'efforts ils dépensent à repousser de leur orifice buccal les corpuscules contre lesquels ils se heurtent continuellement.

Pour savoir comment les infusoires réagissent sur la présence d'une substance dans leur milieu, il suffit de les y laisser pendant 30-40 minutes. Ordinairement les infusoires forment plusieurs vacuoles pendant ce temps. Si toutes les autres conditions égales les infusoires forment pendant ce temps moins de vacuoles qu'auparavant ou n'en forment pas du tout,

(1) C'est ici que se trouve le défaut de l'expérimentation de SCHAEFFER qui n'a pas pris les précautions nécessaires pour éviter le surmenage des infusoires.

on pourra affirmer que c'est la manière même des infusoires de réagir sur la présence de ce corps qui a varié.

Expérience N° 13.

Infusoires nourris de carmin et de sépia.

1) Le 18 janvier on a pris deux bocaux qui contenaient de la culture F d'infusoires ; on a ajouté du carmin dans un bocal, de la sépia dans l'autre. Au bout de 30 minutes on détermine le nombre des vacuoles formées par les infusoires dans ces deux bocaux.

Carmin :

7, 4, 4, 6, 8, 2, 9, 4, 6, 8
4, 5, 6, 5, 4 3, 7, 6, 9, 4 } 111 : 20 = 5,5.

Sépia :

11, 8, 10, 6, 12, 11, 10, 13, 11, 13
6, 10, 11, 18, 9, 14, 9, 11, 6, 9 } 208 : 20 = 10, 4.

2) 19 janvier. Les infusoires ont été placés pendant 50 minutes dans une infusion de foin pure, ensuite ils ont été nourris d'émulsion fraîche de carmin ou de sépia.

Carmin :

8, 4, 2, 6, 4, 5, 4, 6, 3, 4
2, 4, 3, 3, 7, 5, 7, 8, 4, 2 } 91 : 20 = 4,5.

Sépia :

10, 9, 13, 8, 7, 7, 14, 10, 9, 9
9, 7, 7, 13, 17, 8, 9, 11, 13, 7 } 197 : 20 = 9,8.

3) 20 janvier.

Carmin :

5, 4, 7, 2, 4, 3, 7, 7, 0, 5
5, 6, 4, 3, 7, 1, 5, 7, 4, 3 } 89 : 20 = 4,4.

Sépia :

9, 8, 7, 11, 15, 8, 6, 22, 7, 9
15, 10, 8, 3, 7, 19, 12, 9, 12, 11 } 197 : 20 = 9,8.

4) 21 janvier.

Carmin :

2, 0, 0, 4, 3, 3, 4, 1, 0, 6
0, 1, 3, 0, 0, 5, 0, 0, 2, 0 } 34 : 20 = 1,7.

Sépia :

8, 12, 9, 5, 4, 11, 8, 9, 11, 15
3, 8, 9, 12, 11, 6, 7, 13, 7, 14 } 182 : 20 = 9,1.

5) 22 janvier

Carmin :

4, 0, 2, 0, 1, 0, 3, 1, 2, 0
1, 4, 0, 0, 1, 0, 0, 6, 0, 2 } 27 : 20 = 1,3.

Sépia :

4, 9, 7, 5, 14, 8, 8, 11, 3, 7
7, 18, 9, 9, 6, 10, 3, 7, 14, 3 } 162 : 20 = 8,1.

6) 23 janvier.

Carmin :

0, 0, 1, 2, 0, 0, 3, 6, 2, 0
1, 0, 0, 0, 2, 0, 0, 0, 1, 3 } 21 : 20 = 1,05.

Sépia :

8, 6, 4, 3, 14, 5, 6, 3, 3, 9
4, 6, 9, 10, 4, 10, 3, 6, 7, 8 } 128 : 20 = 6,4.

7) 24 janvier.

Carmin :

0, 0, 0, 1, 0, 1, 1, 0, 3, 0
1, 0, 2, 1, 0, 0, 0, 2, 1 } 13 : 20 = 0,6.

Sépia :

4, 3, 7, 9, 5, 14, 7, 8, 8, 11
6, 7, 7, 13, 11, 3, 10, 8, 5, 8 } 154 : 20 = 7,7.

8) 25 janvier.

Carmin :

0, 2, 1, 0, 1, 0, 1, 0, 0, 0
1, 1, 0, 1, 0, 3, 0, 0, 0, 0 } 11 : 20 = 0,5.

Sépia :

7, 10, 8, 7, 11, 9, 3, 4, 6, 7
2, 5, 7, 19, 8, 6, 6, 3, 7, 4 } 149 : 20 = 7,4.

9) 31 janvier.

On donne de l'albumine aux infusoires qui étaient nourris de carmin ; on éprouve ensuite leur réaction sur le carmin.

Carmin :

3, 2, 3, 0, 2, 3, 14, 0, 5, 3
4, 2, 2, 0, 1, 0, 0, 4, 3, 2 } 43 : 20 = 2, 1.

Sépia :

5, 0, 6, 6, 0, 3, 3, 2, 0, 0
4, 3, 0, 2, 5, 0, 0, 6, 9, 0 } 54 : 20 = 2,7.

10) 1er février.

Carmin :

0, 0, 0, 2, 0, 0, 1, 0, 0, 1
0, 0, 0, 0, 0, 2, 0, 0, 1, 0 } 7 : 20 = 0,3.

Sépia :

0, 0, 2, 6, 4, 0, 0, 1, 0, 0
2, 0, 0, 3, 0, 0, 0, 2, 0, 1 } 21 : 20 = 1,05.

Les infusoires ont été nourris d'albumine. Le lendemain quand on leur a donné de nouveau du carmin et de la sépia, les vacuoles digestives formées par eux étaient plus nombreuses. Ces expériences démontrent que les infusoires nourris longtemps de carmin ou de sépia commencent à en absorber de moins en moins, et après un certain temps beaucoup parmi eux refusent complètement d'en manger.

Les infusoires de la culture F ont commencé à refuser le carmin après en avoir été nourris 3-4 jours ; quant à la sépia, ce n'est que le 13e jour qu'ils en ont été dégoûtés. Cette différence doit être expliquée probablement par ce fait que même dans les conditions ordinaires, les infusoires mangent plus volontiers de la sépia que du carmin.

Il est intéressant de remarquer que le nombre des vacuoles digestives formées par les infusoires pendant la dernière expérience est tombé régulièrement, peu à peu, chaque jour, jusqu'à ce que presque tous les infusoires ont cessé de manger du carmin ou de la sépia. Comment pouvons-nous expliquer ce fait que les infusoires cessent d'absorber une substance après en avoir été longtemps nourris ? On ne peut expliquer cette circonstance par la variation des propriétés de la substance dont on nourrit les infusoires ; car toutes les fois on leur a donné la même substance préparée de la même façon.

On ne peut pas non plus chercher l'explication de ces faits dans les variations que l'organisation de l'infusoire aurait pu subir et qui rendraient impossible l'absorption de la substance étudiée, du carmin par exemple car on n'a qu'à donner à ces infusoires de l'émulsion d'une autre substance, d'albumine par exemple, qu'aussitôt ils se mettent à en absorber avidement. Je dois remarquer cependant que si au lieu d'offrir de l'albumine à ces infusoires on leur donne de la substance qu'ils absorbent généralement avec une certaine répugnance, ils n'en mangeront pas, ou en mangeront très peu comme du carmin dons ils se sont dégoûtés.

Si l'on met à la disposition des infusoires qui refusent de

manger du carmin un mélange de carmin et de sépia, ils rempliront presque exclusivement de sépia leurs vacuoles digestives.

Je rappellerai encore les expériences dont j'ai déjà parlé plus haut et qui démontrent que les infusoires qui ont été longtemps nourris de substances inassimilables rejettent plus vite au dehors les vacuoles digestives qui en contiennent. Ainsi je crois qu'il n'y a aucun doute que c'est la manière d'agir de l'infusoire qui a varié quand il commence à refuser les substances qu'il a absorbées tout d'abord.

Il serait très naturel d'expliquer cette variation de la manière d'agir de l'infusoire par son rassasiement, mais ce rassasiement ne serait possible que si les substances dont on nourrit l'infusoire étaient assimilables.

Il serait donc très intéressant de refaire les expériences antérieures avec des substances assimilables.

Pour ces expériences, j'ai choisi tout d'abord une émulsion d'albumine et de bactéries *Proteus*; mais l'albumine s'est montrée peu commode, car elle commence bientôt à pourrir et empoisonne les infusoires avec les produits de sa décomposition. J'ai dû donc me limiter à la seule émulsion de bactéries *Proteus* dont les infusoires se nourrissent très volontiers.

Expérience N° 14.

Infusoires nourris de bactéries Proteus.

1° L'expérience a commencé le 15 Mars. Une culture d'infusoires a été mélangée de bactéries *Proteus ;* en 30 minutes les infusoires ont formé le nombre suivant de vacuoles :

4, 5, 3, 7, 5, 2, 2, 4, 3. 9 }
4, 2, 4, 1, 6, 3, 2, 5, 4, 3 } 78 : 20 = 3,9.

Pour rendre les vacuoles plus faciles à voir il est utile d'ajouter à la culture un peu de Congoroth. Quand on donne aux infusoires à manger de l'émulsion de bactéries, les premières vacuoles, digestives qui se forment sont énormes, elles sont 5-10 fois plus grandes que les vacuoles ordinaires comme je l'ai déjà indiqué plus haut, c'est pour cette raison que les vacuoles

digestives se forment tout d'abord en un petit nombre.

2° 16 Mars.

12, 14, 17, 9, 13, 13, 15, 6, 11, 13	252 : 20 = 12,6.
15, 10, 10, 16, 14, 8, 17, 14, 13, 12	

Cette fois-là les vacuoles avaient leurs dimensions normales.

3° 17 Mars.

10, 13, 11, 15, 12, 17, 9, 13, 10	229 : 20 = 11,4.
14, 12, 8, 11, 9, 16, 13, 14, 7, 15	

4° 20 Mars.

4, 3, 5, 6, 4, 4, 5, 7, 5, 3	86 : 20 = 4,3
2, 2, 4, 5, 3, 4, 4, 6, 3, 7	

5° 21 Mars.

0, 2, 0, 0, 1, 4, 0, 3, 2, 0	24 : 20 = 1,2.
1, 0, 2, 2, 0, 0, 4, 0, 0, 3	

Il faut conclure de cette expérience que si les infusoires sont nourris plusieurs jours d'une substance facilement assimilable, de bactéries par exemple, quelques jours après, ils commencent à en absorber moins volontiers et certains d'entre eux la refusent même complètement. Mais dans ce cas-là cette circonstance s'explique facilement par ce fait que les infusoires sont rassasiés. On n'a qu'à les laisser sans manger quelque temps pour qu'ils recommencent de nouveau à absorber énergiquement cette substance. Il est évident que les choses doivent se passer d'une tout autre façon si les infusoires sont nourris de substances inassimilables. En ce qui concerne le carmin et la sépia on peut avoir encore quelque doute à leur égard. En effet, ces corps sont d'origine organique et peuvent donc être partiellement assimilables. Il fallait donc répéter ces expériences avec une autre substance absolument indigeste, l'aluminium par exemple

Expérience N° 15

Infusoires nourris d'aluminium.

On prend de l'aluminium en poudre que l'on triture soigneusement dans un mortier d'agate ; on prépare ensuite une émulsion de cette poudre.

1° Le 22 Février, j'ai ajouté de l'émulsion d'aluminium à la culture C d'infusoires. En 30 minutes ces infusoires ont formé le nombre suivant de vacuoles digestives :

16, 5, 15, 12, 14, 16, 8, 12, 13, 23
3, 12, 16, 17, 9, 11, 6, 10, 14, 18 } 252 : 20 = 12,6.

2° Le 23 Février. Les infusoires ont été transportés dans une infusion de foin pure et nourris ensuite d'émulsion fraîche d'aluminium.

3, 0, 0, 2, 0, 3, 0, 4, 0, 0
1, 0, 0, 0, 2, 0, 6, 0, 0, 1 } 22 : 20 = 1,1.

3° Le 24 Février

0, 0, 0, 1, 0, 0, 1, 2, 0, 0
0, 3, 0, 0, 0, 1, 1, 0, 0, 0 } 9 : 20 = 0,4.

On nourrit de sépia les infusoires qui refusent d'absorber l'aluminium. Ils ont formé le nombre suivant de vacuoles :

10, 8, 8, 7, 11, 9, 8, 4, 13, 0
9, 10, 9, 6, 10, 7, 8, 8, 11, 10 } 177 : 20 = 8,7.

Cette expérience nous montre que les infusoires nourris un jour d'aluminium, le lendemain le refusent déjà. Ce n'est que huit infusoires sur vingt qui ont formé quelques vacuoles remplies d'aluminium. Le troisième jour ces infusoires ont formé encore moins de vacuoles digestives ; néanmoins ces infusoires se sont mis à absorber de la sépia quand on en a mis à leur disposition.

En répétant cette expérience j'ai constaté que plus une substance est incommode à absorber et à digérer, plus vite les infusoires cessent d'en manger. Tous ces faits nous permettent de supposer que le refus des infusoires d'absorber les substances inutilisables qu'ils mangeaient tout d'abord est un acte comparable jusqu'à un certain point avec la faculté que possèdent d'autres animaux d'apprendre à distinguer les substances indigestes des substances assimilables.

Il y a lieu de rappeler ici une très intéressante expérience de Stewenson Smith (citée d'après Jennings). Il plaçait des Paramécies dans un tube capillaire si étroit que l'infusoire ne

pouvait se retourner qu'en se pliant en deux. En rencontrant quelque obstacle (une fibre végétale ou la limite de la colonne d'eau qui remplissait ce tube capillaire), l'infusoire tentait tout d'abord de contourner cet obstacle de sa façon habituelle en se dirigeant tantôt à droite, tantôt à gauche. Après plusieurs tentatives sans succès, il se pliait en deux et se retournait en arrière. S'il se heurtait de nouveau contre un obstacle, il ne cherchait plus à l'éviter de sa façon habituelle, il ne se jetait plus d'un côté à l'autre, mais se pliait aussitôt en deux et se retournait en arrière.

Ainsi les infusoires peuvent changer leur manière d'agir sous l'influence de différentes conditions comme le montre cette expérience de STEWENSON SMITH et mes propres expériences citées plus haut.

Une autre question se pose à présent : si l'infusoire est capable d'apprendre à distinguer l'aluminium, le carmin des autres substances, combien de temps peut-il garder cette propriété acquise?

Si nous avions le droit d'employer la terminologie psychologique je pourrais m'exprimer ainsi : combien de temps les infusoires peuvent-ils se souvenir des propriétés indigestes de l'aluminium, du carmin etc., qui les ont forcés une fois d'éviter ces substances ?

Pour élucider cette question intéressante j'ai fait l'expérience suivante : j'ai nourri de carmin plusieurs jours une culture des infusoires ; quand ils ont cessé de manger le carmin j'ai choisi parmi eux avec un tube capillaire cinq infusoires qui n'absorbaient pas du tout le carmin. J'ai placé chacun de ces infusoires sur une lame à concavité dans une goutte d'infusion de foin pure et je les ai renfermés dans une chambre humide. Le lendemain trois de ces infusoires se sont divisés en deux. J'ai offert ensuite de l'émulsion de carmin à ces infusoires. Les infusoires qui se sont divisés ont formé chacun plusieurs vacuoles ; ceux qui sont restés sans se diviser n'en ont formé aucune. J'ai répété plusieurs fois cette expérience.

Une autre fois, j'ai pris 8 infusoires que j'ai placés sur 8 lames numérotées. Le lendemain, après avoir donné du carmin à ces infusoires, j'ai observé les résultats suivants :

La lame	N° 1	contient	2 infusoires dont l'une a formé 6 vacuoles, l'autre 5.
—	N° 2	—	2 infusoires dont l'une a formé 4 vacuoles, l'autre 5.
—	N° 3	—	1 infusoire qui n'a pas formé de vacuoles.
—	N° 4	—	1 infusoire qui n'a pas formé de vacuoles.
—	N° 5	—	1 infusoire qui a formé 2 vacuoles.
—	N° 6	—	2 infusoires dont l'une a 8 vacuoles, l'autre 4.
—	N° 7	—	2 infusoires qui n'ont pas de vacuoles.
—	N° 8	—	1 infusoire qui n'a pas de vacuoles.

Cette expérience est moins nette que la première. Néanmoins la plupart des infusoires qui sont restés sans se diviser n'ont pas absorbé du carmin et au contraire les infusoires qui se sont divisés ont formé presque tous plusieurs vacuoles digestives. Les expériences analogues que j'ai faites ensuite m'ont donné à peu près les mêmes résultats. Une fois j'ai réussi pendant plusieurs jours d'empêcher les infusoires de se diviser en les conservant à une basse température.

Chaque jour je les mettais pendant 30 minutes dans une émulsion de carmin, et chaque jour ils refusaient d'en manger. Ce n'est qu'après la division que les cellules-filles ont commencé à absorber du carmin et ont formé plusieurs vacuoles digestives. Il est intéressant de constater que le nombre des vacuoles digestives formées par les cellules-filles était plus petit que celui des vacuoles formées par les cellules-mères au début de l'expérience.

Il résulte de ces expériences que les infusoires qui ont appris à distinguer le carmin des autres substances peuvent conserver plusieurs jours cette propriété qui n'est pas cependant transmise à leur descendance.

Cette conclusion paraît être en contradiction avec les expériences antérieures et Schœffer a déjà indiqué cette discordance apparente. En effet si la propriété de ne pas absorber du carmin n'est pas transmise à la descendance, comment les infusoires d'une culture qui se divisent continuellement peuvent acquérir cette propriété ? Ce que la mère acquiert, la fille le perd.

Voici ce que je peux répliquer à cette objection. Si les conditions du milieu changeaient, si par exemple les cellules-filles étaient transportées dans un milieu libre de carmin, elles perdraient sans doute très vite la propriété de refuser le carmin. Mais elles restent dans le même milieu qui renferme toujours du carmin ou de l'aluminium et elles réacquièrent alors rapidement ce qu'en se divisant elles viennent de perdre totalement ou partiellement. Il faut remarquer en outre que les cellules-filles mangent cependant moins de carmin et cessent plus vite d'en absorber que les infusoires ordinaires qui n'ont pas eu encore l'occasion d'en goûter.

En terminant ce chapitre, je crois nécessaire de citer encore quelques expériences.

Expérience n° 16.

Le 22 septembre les infusoires de la culture F sont nourris d'aluminium pendant 30 minutes ; chaque infusoire forme 10-17 vacuoles digestives. Les infusoires sont ensuite laissés dans une émulsion d'aluminium. Le lendemain chacun de ces mêmes infusoires nourris d'aluminium frais forme 8-10 vacuoles seulement. Le 24 septembre ces infusoires forment déjà très peu de vacuoles digestives et le 26 septembre ils cessent complètement d'absorber l'aluminium. Les mêmes infusoires nourris de levure ou de sépia forment un nombre normal de vacuoles digestives. Le 26 septembre, six de ces infusoires qui n'ont pas voulu absorber l'aluminium sont placés chacun sur une lame dans une goutte d'infusion de foin pure, exempte d'aluminium, et ils sont ensuite laissés ainsi à la température du laboratoire. Le 27 septembre, un seul de ces infusoires n° 4 s'est divisé en deux. Ces infusoires sont tous nourris d'aluminium. Les infusoires n°s 1, 2, 3, 5 et 6 ne forment aucune vacuole digestive ; les infusoires provenant de la division de l'infusoire n° 4 forment chacun deux vacuoles.

Tous ces infusoires sont remis de nouveau dans une infusion de foin pure.

Le 29 septembre, ils sont nourris d'aluminium.

L'infusoire n° 1 s'est divisé deux fois et a produit 4 infusoires dont le premier, mis dans l'émulsion d'aluminium, forme 4 vacuoles digestives, le second 2 vacuoles, le troisième n'en forme aucune, et le quatrième en forme deux.

La lame n° 2 contient également 4 infusoires.

Mis dans l'émulsion d'aluminium, ils donnent les résultats suivants :

le 1er	infusoire	forme	2	vacuoles
le 2	—	—	2	—
le 3	—	—	1	—
le 4e	—	—	3	—

Le premier octobre l'infusoire n° 1 a produit de nouveau 4 infusoires, l'infusoire n° 2 : 8 infusoires. Nourris d'aluminium, ils forment le nombre suivant de vacuoles digestives :4, 6, 2, 0, 0, 8, 6, 5.

Le 3 octobre la lame n° 1 contient 8 infusoires, la lame n° 2 : 16 infusoires. Nourris d'aluminium frais, ces infusoires produisent les nombres suivants de vacuoles digestives : 17, 11, 10, 13, 18, 14, 15, 11, 17, 16, 13, 18, 15, 12, 16, 9, 14, etc...

Ainsi les infusoires qui ont cessé de consommer l'aluminium recommencent à en absorber aussitôt après la division, mais ils en absorbent tout d'abord très peu et ne forment pas plus de 2-3 vacuoles digestives.

Dans 2-4 jours, ces infusoires forment un nombre plus grand de vacuoles digestives, mais ce n'est qu'après 7 jours qu'ils se mettent à former le nombre normal de vacuoles.

Si l'on remet de nouveau ces infusoires dans l'émulsion d'aluminium, ils cessent vite d'absorber les grains de ce métal, mais cette fois-là, cette réaction négative par rapport à l'aluminium apparaît chez eux bien plus vite qu'auparavant.

Expérience n° 17.

Le 22 septembre les infusoires de la culture K ont été placés dans un bocal contenant de l'émulsion de carmin. Le 4 octobre la plupart des infusoires cessent de consommer le carmin. 20 de ces infusoires sont répartis sur des lames dans une infusion de foin pure et sont ensuite renfermés dans des chambres humides, les premiers 10 infusoires sont mis dans une étuve réglée à 26°, les autres sont mis dans un endroit froid (10-12°) où les infusoires se multiplient très lentement.

On a ensuite étudié chaque jour la réaction de ces infusoires par rapport au carmin à la température du laboratoire.

Le 5 octobre. Les infusoires laissés à la température de 26° ont formé le nombre suivant de vacuoles digestives : 4, 2, 11, 4, 3, etc...

Les infusoires laissés à la température de 10° n'ont formé aucune vacuole digestive.

Le 6 octobre. Les infusoires à 26° ont formé le nombre suivant de vacuoles : 7, 10, 7, 6, 9, 8, 6.

Les infusoires à 10° ont formé le nombre suivant de vacuoles : 2, 5, 3, 0, 2, 0.

Le 7 octobre. Les infusoires à 26° : 10, 13, 6, 8, 7, 4, 0, 13, 8, 6, 7, 5.

Les infusoires à 10° : 0, 0, 8, 7, 5, 3, 0.

Le 8 octobre. Les infusoires à 26° : 15, 9, 16, 14, 10, 9, 13, 11, 15, 12,

Les infusoires à 10° : 6, 3, 9, 4, 2, 8, 5, 2.

Le 10 octobre.

Les infusoires à 26° : 15, 17, 6, 12, 14, 18, 17, 11, 9, 17, 15, 15.

Les infusoires à 10° : 2, 0, 4, 12, 6, 8, 6, 2, 4, 7, 10.

Ainsi les infusoires laissés à la température de 26° reviennent déjà au bout de 6 jours à leur norme, c'est-à-dire forment un nombre normal de vacuoles digestives. Les infusoires laissés à la température de 10° qui se multiplient très lente-

ment forment dans 6 jours un nombre de vacuoles à peu près 2 fois plus petit que les infusoires normaux.

Par conséquent, les infusoires reviennent d'autant plus vite à leur état normal qu'ils se multiplient plus rapidement.

Expérience n° 18.

Le 8 octobre, quelques infusoires qui refusaient de manger l'aluminium, ont été isolés chacun sur un verre de montre dans un peu d'infusion de foin pure, une partie des infusoires ont été mis dans une étuve réglée à 26°, et l'autre dans un endroit froid à la température de 10-12°.

Le 10 octobre, les infusoires ont été nourris d'aluminium pendant 30 minutes à la température du laboratoire. Les infusoires placés dans l'étuve se sont divisés deux fois depuis le 8 octobre et ont formé le nombre suivant de vacuoles digestives : 6, 6, 8, 7, 5, 8, 8, 5.

Les infusoires laissés à la température de 10° ne se sont pas divisés et n'ont formé aucune vacuole digestive.

Le 11 octobre, on étudie de nouveau la réaction de ces infusoires par rapport à l'aluminium. Les infusoires à 26° ont formé le nombre suivant de vacuoles digestives : 8, 4, 12, 12, 11, 6, 8, 7, 4, 6, 2, 8.

Les infusoires à 10° se sont divisés une fois et ont donné le nombre suivant de vacuoles digestives : 3, 0, 6, 4, 6, 3, 2, 8.

Le 12 octobre, on nourrit de nouveau ces infusoires d'aluminium.

Les infusoires à 26° : 4, 8, 11, 6, 7, 3, 16, 9, 13, 8, 0, 6, 7.

Les infusoires à 10° : 2, 0, 9, 5, 0, 1, 4, 0, 2, 3.

Le 13 octobre, on étudie de nouveau la réaction de ces infusoires par rapport à l'aluminium :

Les infusoires à 26° : 12, 6, 4, 11, 7, 7, 10, 17, 18, 11, 14, 13, 16.

Les infusoires à 10° : 3, 3, 4, 7, 0, 0, 2, 0, 6, 0, 4, 2, 6, 4.

Ainsi dans cette expérience également, les infusoires laissés

à la température de 26° reviennent plus vite à leur état normal que les infusoires soumis à la température de 10-12° et qui se multiplient très lentement.

Il est donc certain qu'en se divisant les infusoires perdent la propriété nouvelle qu'ils viennent d'acquérir (dégoût du carmin ou de l'aluminium), mais ils ne le perdent pas d'une façon complète. Ce n'est que plusieurs générations après qu'ils reviennent à leur état normal, c'est-à-dire commencent à absorber les grains d'aluminium ou de carmin et d'en remplir leurs vacuoles digestives avec la même intensité qu'auparavant, au début même de l'expérience.

Expérience n° 19.

1) Le 2 décembre, les infusoires de la culture B sont nourris pendant 30 minutes de mélange de carmin et de sépia.

carmin et sépia

7, 11, 11, 12, 8, 10, 10, 12, 10, 14
12, 8, 14, 12, 18, 6, 11, 13, 13, 12 } 224 : 20 = 11,2.

carmin seul

15, 11, 13, 2, 13, 10, 9, 8, 10, 2
9, 11, 10, 6, 12, 8, 7, 9, 16, 10 } 191 : 20 = 9,5.

sépia seule

11, 8, 13, 9, 8, 12, 13, 7, 13, 8
8, 9 12, 9, 10, 11, 7, 10, 11, 10 } 199 : 20 = 9,9.

Les infusoires sont laissés plusieurs jours dans ce mélange.

2) 5 décembre.

carmin + sépia

16, 18, 6, 10, 18, 0, 2, 14, 6, 12
11, 0, 8, 0, 3, 16, 18, 9, 13, 0 } 180 : 20 = 9

carmin

0, 0, 6, 0, 8, 0, 7, 4, 0, 0
0, 5, 0, 1, 0, 2, 0, 3, 0, 0 } 36 : 20 = 1,8.

sépia

18, 15, 19, 17, 10, 19, 14, 20, 14, 14
17, 16, 18, 18, 20, 13, 19, 15, 15, 14 } 325 : 20 = 16,2.

blanc d'œuf

10, 21, 18, 16, 12, 13, 15, 12, 17, 19
11, 10, 17, 16, 9, 16, 19, 21, 20, 14 } 305 : 20 = 15,2.

3) 9 décembre.

carmin + sépia.

7, 0, 8, 1, 12, 0, 0, 3, 0, 0
0, 0, 2, 0, 0, 0, 12, 4, 1, 0 — 50 ; 20 = 2,5.

carmin

0, 0, 0, 1, 0, 0, 0, 0, 0, 0
0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0 — 1 : 20 = 0,05.

sépia

12, 18, 14, 16, 11, 19, 17, 14, 21, 18
11, 16, 13, 17, 11, 18, 17, 15, 19, 12 — 309 : 20 = 15,4.

blanc d'œuf

19, 17, 9, 13, 21, 18, 16, 11, 19, 16
15, 16, 14, 22, 18, 10, 17, 19, 21, 15 — 326 : 20 = 16,3.

blanc d'œuf + carmin

6, 0, 9, 4, 0, 13, 0, 21, 4, 0
7, 0, 0, 3, 18, 0, 0, 6, 3, 9 — 103 : 20 = 5,1.

blanc d'œuf + sépia

14, 12, 18, 11, 15, 17, 11, 16, 16, 19
12, 13, 10, 17, 14, 16, 9, 18, 11, 17 — 285 : 20 = 14,2.

Aluminium

12, 9, 16, 11, 9, 0, 3, 7, 16, 14
11, 10, 7, 9, 13, 16, 11, 9, 13, 12 — 208 : 20 = 10,4.

aluminium + carmin

0, 0, 0, 6, 0, 3, 0, 12, 0, 0
2, 0, 0, 7, 10, 0, 0, 0, 9, 1 — 41 : 20 = 2,05.

aluminium + sépia

6, 19, 15, 14, 16, 11, 17, 14, 12, 18
16, 15, 19, 15, 14, 18, 17, 19, 21, 16 — 322 : 20 = 16,2.

A propos de ces circonstances je voudrais rappeler quelques faits relatifs à la manière d'agir des phagocytes qui sont de véritables Protozoaires en ce qui concerne leur mode de locomotion et de digestion. Ils se déplacent comme les Amibes en émettant des pseudopodes au moyen desquels ils englobent différents corpuscules étrangers, des bactéries, par exemple, qui peuvent se rencontrer occasionnellement dans le sang de l'animal ; comme les amibes ils forment des vacuoles diges-

tives à l'intérieur desquelles ils digèrent ce qui peut être assimilé. C'est sur cette faculté de digestion intracellulaire dont sont doués les phagocytes que METSCHNIKOFF a basé sa théorie célèbre d'immunité.

En 1884 METSCHNIKOFF, en étudiant les organes du lapin infecté par les bacilles charbonneuses a observé, la première fois, le phénomène de chimiatactisme négatif des phagocytes qui n'englobaient pas les bacilles dont le lapin avait été infecté. C'est là qu'il faut voir, d'après METSCHNIKOFF, la cause de la mort de ce lapin.

Après METSCHNIKOFF des faits analogues ont été souvent constatés pas différents auteurs.

GABRITCHEWSKY a observé en 1890 que les bactéries du choléra des poules, si elles proviennent de jeunes cultures, ne sont pas englobées par les phagocytes, tandis que de vieilles bactéries moins virulentes sont mangées par eux. Le travail que BORDET a publié en 1890 présente un intérêt tout particulier sous ce rapport. Il a injecté au cobaye dans la cavité péritonéale de très vieilles cultures de streptocoques ; les petites doses de ces microbes sont déjà mortelles pour ces animaux. BORDET décrit de la façon suivante les processus qui se passent chez le cobaye après ces injections :

« Bientôt on trouve que quelques microbes sont déjà contenus dans l'intérieur des phagocytes, d'ailleurs peu nombreux au début. Au bout d'une heure, les leucocytes polynucléaires apparaissent, mais ils sont encore rares ; on trouve néanmoins que bon nombre d'entre eux englobent des microbes ; le nombre de ces phagocytes augmente ensuite rapidement jusqu'à devenir bientôt considérable. Au bout de trois heures on trouve que les cellules sont de beaucoup plus nombreuses qu'il ne faudrait pour englober tous les microbes présents dans l'exsudat. La quantité des microbes injectés est du reste peu considérable et ces microbes n'ont pas eu le temps de se multiplier abondamment. Toutefois, si grand que soit le nombre des phagocytes, on trouve dans le liquide ambiant des microbes

qui n'ont pas été englobés. Alors commence une seconde phase de l'infection ».

« Les microbes non englobés se multiplient et donnent naissance à de nouveaux individus. Au bout de dix heures environ, l'exsudat se trouve contenir à la fois un nombre très grand de microbes et des phagocytes. *Mais ces phagocytes sont presque tous vides.* L'englobement du virus observable au début, ne se produit plus du tout. Le fait est d'autant plus surprenant que les microbes et les phagocytes doivent se trouver incessamment en contact : à elle seule, la sensibilité de contact que possèdent les phagocytes devrait, semble-t-il, déterminer la phagocytose. Mais ces phagocytes ne sont point paralysés, au contraire, ils présentent des mouvements en tous sens d'une remarquable activité, ainsi qu'on peut s'en convaincre par l'examen à 37° ».

Si l'on injecte au cobaye infecté des streptocoques, de *Proteus vulgaris*, ces derniers sont vite attaqués par les mêmes phagocytes qui refusent d'englober les streptocoques.

Bordet a fait une expérience analogue in vitro. Il a extrait un peu d'exsudat de la cavité péritonéale du cobaye infecté de streptocoques et l'a mélangé avec une émulsion de bacilles de diphtérie. Quelques moments après, il a constaté que les leucocytes englobaient les bacilles de diphtérie en laissant intacts les streptocoques.

Bordet a fait encore une autre expérience intéressante. Il a injecté à un cobaye de la culture très virulente de bacilles de diphtérie. L'animal est mort en 24 heures. Trente minutes après la mort de cet animal, il en extraya un peu d'exsudat qu'il additionna de streptocoques. Bientôt se manifesta une phagocytose très active.

D'après Metschnikoff, Bordet, etc., le chimiotactisme négatif des leucocytes s'explique par cette circonstance qu'au début de l'infection les phagocytes englobent les microbes les moins virulents (chaque culture renferme en même temps des microbes peu virulents et des microbes très virulents)

laissant ainsi se multiplier les microbes virulents les plus dangereux. Quelque temps après l'infection, il se forme dans l'organisme une nouvelle génération de microbes très virulents et très résistants que les leucocytes ne peuvent plus englober.

Marchand, qui a repris bientôt le travail de Bordet, a démontré qu'en effet les leucocytes du cobaye n'englobent que les streptocoques peu virulents sans toucher à ceux qui sont virulents.

Tchistovitch injectait dans la veine d'un animal des streptocoques virulents, et sacrifiant ensuite l'animal un certain temps après l'infection, il examinait ses organes. Ce n'est que dans les poumons de l'animal infecté qu'il a pu observer la phagocytose qui cessait d'ailleurs bientôt.

Zilberbery et Zélény en étudiant le choléra des poules ont observé une phagocytose énergique des bactéries dans la rate, dans le poumon et dans le sang du cœur. Mais ces faits ne sont point, d'après l'opinion de ces deux auteurs, incompatibles avec l'existence du chimiotactisme négatif. Chaque culture des bactéries contient à la fois des microbes très virulents et peu virulents ; les derniers seuls sont dévorés par les phagocytes. Si l'on injecte à un animal des microbes pris dans les organes d'un animal mort, la phagocytose ne se produit pas.

Verigo et certains autres auteurs nient l'existence du chimiotactisme négatif chez les leucocytes ; d'après eux on peut observer la phagocytose même si l'on injecte à un animal des cultures très virulentes. Ce désaccord s'explique probablement par ce fait qu'on peut en effet constater la phagocytose même si l'on injecte à un animal des cultures très virulentes, mais cette phagocytose cesse bientôt. C'est cette phase négative de l'activité des leucocytes qui n'a pas été étudiée suffisamment par les auteurs qui n'admettent pas l'existence du chimiotactisme négatif chez les leucocytes. Ce qui est certain c'est que les leucocytes présentent tout d'abord une phagocytose très énergique quand on injecte à un animal différentes cultures de microbes, mais qu'ensuite les leucocytes cessent peu

à peu de dévorer les microbes qui commencent alors à pulluler sans encombre.

On remarque de suite une ressemblance frappante entre ces manifestations de l'activité des leucocytes et ce que nous avons vu se passer chez les infusoires qui absorbent tout d'abord différentes substances inutilisables ou même préjudiciables à leur vie mais qui cessent ensuite de les manger.

Tout est de savoir où est la cause de ces variations de l'activité des phagocytes. Est-ce les phagocytes, ou est-ce les microbes qui ont varié sous certains rapports ?

A ce sujet j'ai tenté l'expérience suivante.

J'ai injecté pendant longtemps dans la cavité péritonéale de deux cobayes du carmin et de la sépia, c'est-à-dire des substances qui ne sont pas digérées ou même modifiées dans l'organisme du cobaye. Tous les sept, dix jours on étudie l'intensité avec laquelle les leucocytes de ce cobaye englobent du carmin ou de la sépia. Malheureusement il est impossible de mesurer le pouvoir phagocytaire des leucocytes d'une façon aussi simple et exacte que je le faisais pour les infusoires. On ne peut employer dans ce cas-là la méthode de calcul du nombre des vacuoles digestives car les phagocytes englobent quelquefois des grains de carmin ou de sépia en telle quantité que tout leur corps en est bourré. La méthode employée par Wright pour établir l'index phagocytaire des leucocytes n'est pas applicable non plus. Il faudrait compter le nombre des grains englobés de carmin et de sépia, et cela est également impossible. Voilà pourquoi j'ai déterminé simplement le nombre relatif des leucocytes qui ont englobé du carmin ou de la sépia par rapport au nombre total des leucocytes contenus dans l'exsudat. Mais cette méthode ne s'est pas montrée commode non plus, car le nombre relatif des leucocytes qui renferment du carmin ou de la sépia dépend beaucoup de l'abondance de l'exsudat extrait de la cavité péritonéale.

Ces expériences ont duré 3 mois.

Je ne suis pas arrivé à empêcher complètement les leucocytes

de manger du carmin ou de la sépia, mais ils me paraissait cependant que les leucocytes en englobaient moins énergiquement vers la fin de l'expérience qu'à son début. Malheureusement les animaux sur lesquels j'ai expérimenté ont péri au bout de 3 mois et j'ai été obligé d'interrompre mes expériences. Je compte les reprendre prochainement sur un plus grand nombre d'animaux.

IX. Comment et en quel milieu s'accomplit la digestion chez les infusoires.

En commençant, il y a quelques années, mes recherches sur la digestion intracellulaire, je me suis servi surtout de l'Alizarine comme indicateur de la réaction du milieu dans lequel se passe la digestion chez les infusoires. L'Alizarine présente en milieu alcalin une vive coloration rouge-framboise, il devient jaune en milieu acide. Si l'on ajoute de l'alizarine (1) à la culture des infusoires, elle se dissout tout d'abord et se reprécipite ensuite sous forme de poudre extrêmement fine colorée en rouge-framboise qui est très volontiers absorbée par les infusoires.

En quelques minutes chaque infusoire renferme 4-5 vacuoles digestives remplies de la matière colorante rouge. On prend ensuite à l'aide d'un tube capillaire plusieurs de ces infusoires, on les met chacun sur une lame dans une goutte d'eau et on les observe ensuite directement au microscope.

En quelques secondes, quelquefois dans quelques minutes après sa formation, la vacuole digestive devient jaune-citron, de rouge vif qu'elle était d'abord ; cette circonstance indique que la réaction de son milieu interne est devenu acide. La vacuole se déplace lentement. Ensuite dans 10-20 minutes, quelquefois après un temps plus long, elle redevient rouge vif et reste telle jusqu'à son expulsion.

Ainsi il n'y a aucun doute que chez les infusoires la diges-

(1) Il est nécessaire de prendre de petites doses d'alizarine, car l'alizarine prise en dose trop forte peut exercer une action toxique sur les infusoires.

tion s'accomplit dans un milieu qui présente successivement deux réactions différentes d'abord une réaction acide, ensuite une réaction alcaline.

J'ai déjà indiqué que ces expériences ont été ensuite répétées par Nirenstein. Dans ses expériences il a utilisé comme indicateurs d'abord le Neuthralroth, ensuite le Congoroth, le Methylorange et le Tropäolin 00. Il s'est arrêté enfin sur le Dimèthylamidoazobensole dont il conseille de se servir pour l'étude des processus de digestion intracellulaire. Le Diméthylamidoazobensole est peu soluble dans l'eau ; il est coloré en jaune en milieu neutre ou alcalin ; les acides minéraux, même pris en doses minimes, le font tourner au rouge-vif. Par ses propriétés le Diméthylamidoazobensole ressemble beaucoup au Congoroth. Comme celui-là il n'est sensible qu'à l'action des acides minéraux ; les acides organiques n'agissent sur lui que s'ils sont pris en concentrations très fortes dont il ne peut être question dans nos expériences. Le Diméthylamidoazobensole est enfin complètement insensible à l'action de l'acide carbonique.

En utilisant tous ces indicateurs Nirenstein a, comme moi, établi que les vacuoles digestives présentent deux périodes dans leur activité ; pendant la première période elles ont une réaction acide qui est remplacée ensuite par une réaction alcaline.

Au cours de mes premières expériences j'ai eu déjà l'occasion d'observer que cette succession de deux réactions n'est pas une règle constante, que quelquefois la vacuole reste alcaline depuis sa formation jusqu'à son expulsion et que d'autres fois c'est au contraire la réaction acide qui dure très longtemps. Pour en donner un exemple je citerai une de mes expériences que j'ai faites il y a plusieurs années.

A 11 h. 15 m. — on ajoute de l'alizarine à une culture d'infusoires ; 5 min. après on transporte un infusoire qui a formé cinq vacuoles digestives dans une infusion de foin pure ;
à 11 h. 20 m. — toutes les 5 vacuoles sont rouges ;

à 11 h. 21 m. — 3 vacuoles sont jaunes, 2 sont rouges ;
à 11 h. 25 m. — il y a 4 vacuoles jaunes, 1 est rouge ;
à 11 h. 30 m. — 2 vacuoles sont jaunes, 3 autres sont rouges ;
à 11 h. 35 m. — toutes les vacuoles sont rouges ;
à 1 h. 55 m. — l'une des vacuoles est expulsée.

Ainsi quatre vacuoles sur cinq ont présenté une succession de deux réactions différentes, une vacuole a conservé tout le temps sa réaction alcaline.

De telles exceptions à la règle générale ne sont pas rares. Ce que j'ai pu constater, c'est que ces exceptions sont très rares chez les infusoires de certaines cultures et sont au contraire assez fréquentes chez les infusoires d'autres cultures. Cela nous fait supposer que la succession de deux réactions à l'intérieur de la vacuole digestive dépend de la nature de la substance dont se nourrissent les infusoires. J'ai fait plusieurs expériences pour vérifier cette supposition.

Je me suis servi surtout du Congoroth comme indicateur. Le Congoroth présente cet avantage qu'il prend des colorations très vives faciles à remarquer aussi bien en milieu acide qu'en milieu alcalin. Quant aux autres indicateurs, le Neutrabroth et le Diméthylamidoazobensole, ils présentent au contraire une vive coloration en milieu acide seulement ; en milieu alcalin ils deviennent presque complètement incolores ou bien prennent une coloration jaune difficile à constater, surtout si la vacuole renferme en même temps encore d'autres substances. L'alizarine, au contraire, est colorée en rouge vif en milieu alcalin et devient pâle en milieu acide. Le Congoroth présente en outre encore cet avantage qu'il ne varie de coloration que sous l'influence des acides minéraux et est complètement insensible à l'action des acides liés aux groupements albuminoïdes.

a) *Réactions des vacuoles pendant la digestion de l'albumine et du jaune d'œuf.*

Pour pouvoir observer chez les infusoires le processus normal de digestion du jaune d'œuf et de l'albumine il faut prendre quelques précautions spéciales.

J'ai déjà indiqué que toutes les fois que l'on donne aux infusoires des substances bien nourrissantes, du jaune d'œuf, des bactéries par exemple, ils les absorbent avec voracité et les premières vacuoles digestives qu'ils forment alors sont énormes. Ces vacuoles diffèrent des normales sous bien de rapports ; le parcours qu'elles accomplissent dans le corps de l'infusoire et le mode de leur expulsion ne sont pas ordinaires ; au lieu de décrire des cercles réguliers elles ne font que se déplacer dans un sens ou dans l'autre et au lieu d'être expulsées d'un seul jet comme les vacuoles normales elles le sont à 2 ou 3 reprises différentes. On ne pourrait pas comparer les processus observés à leur intérieur à ceux qui se passent à l'intérieur des vacuoles de dimensions normales.

Pour pouvoir observer les vacuoles digestives de dimensions normales remplies de jaune d'œuf ou d'albumine, il est nécessaire de procéder de la façon suivante. On nourrit quelque temps les infusoires d'émulsion de jaune d'œuf, on les transporte ensuite dans une infusion de foin pure et on attend qu'elles rejettent toutes ses vacuoles. Ce n'est qu'alors que ces infusoires sont prêts pour l'expérience. On les met pour cinq minutes dans une infusion de foin mélangée d'émulsion de jaune d'œuf et additionnée d'un peu de Congoroth. Ensuite plusieurs de ces infusoires sont replacés chacun dans une goutte d'infusion de foin pure sur une lame numérotée et sont ensuite observés ainsi toutes les 5-10 minutes ; la position de leurs vacuoles digestives est notée avec un crayon de couleur.

Expérience N° 20.

A 2 h. 27 min. 6 infusoires sont nourris d'émulsion de jaune d'œuf mélangée de Congoroth ; à 2 h. 30 min. chacun d'eux est placé sur une lame dans une goutte d'infusion de foin pure.

L'émulsion de jaune d'œuf qui a une réaction alcaline est colorée en rouge par le Congoroth ; les vacuoles digestives présentent donc aussi tout d'abord une coloration rouge ;

mais elles deviennent bleu foncé quelques moments après, quand la réaction acide arrive à s'établir à leur intérieur. Les résultats obtenus sont indiqués au tableau VII.

TABLEAU VII.

Réactions des vacuoles digestives pendant la digestion du jaune d'œuf.

	2 h.30 m.	2 h.35 m.	2 h.45 m.	2 h.50 m.	2 h.55 m.	4 h.10 m.	4 h.30 m.	5 h.
N° 1.........	4 *r.*	4 *b.*	2 *r.* 2 *b.*	4 *r.*	4 *r.*	4 *r.*	2 *r.*	0
N° 2.........	3 *r.*	3 *b.*	1 *r.* 2 *b.*	2 *r.* 1 *b.*	3 *r.*	3 *r.*	1 *r.*	0
N° 3.........	2 *r.*	2 *b.*	2 *r.*	2 *r.*	2 *r.*	1 *r.*	0	0
N° 4.........	4 *r.*	4 *b.*	3 *b.* 1 *r.*	1 *b.* 3 *r.*	4 *r.*	2 *r.*	1 *r.*	0
N° 5.........	3 *r.*	3 *r.*	3 *r.*	3 *r.*	3 *r.*	3 *r.*	2 *r.*	0
N° 6.........	3 *r.*	3 *b.*	1 *r.* 2 *b.*	3 *r.*	3 *r.*	2 *r.*	0	0

Les vacuoles rouges sont désignées *r*, les vacuoles bleues, *b*.

Ainsi, si les infusoires sont nourris de jaune d'œuf, nous observons une succession régulière de deux réactions différentes à l'intérieur de leurs vacuoles digestives. C'est la réaction acide qui apparaît la première, elle dure 10-20 minutes; elle est ensuite suivie de la réaction alcaline qui dure jusqu'au moment de l'expulsion de la vacuole .

Nous pouvons observer la même chose si les infusoires sont nourris d'albumine. La solution d'albumine faiblement acidulée avec quelques gouttes d'un acide est chauffée au bain-marie. L'albumine se coagule sous forme de poudre très fine qui est volontiers absorbée par les infusoires.

3 h. 14 m. Quelques infusoires sont nourris d'albumine faiblement colorée au Congoroth.

3 h. 19 m. Un infusoire qui contenait 3 vacuoles rouges est placé sur une lame dans une goutte d'infusion de foin pure.

3 h. 25 m. L'infusoire renferme 1 vacuole rouge, 2 bleues.

3 h. 30 m. 3 vacuoles bleues.

3 h. 40 m. 3 vacuoles bleues.

3 h. 45 m. 1 vacuole bleue, 2 rouges.

3 h. 50 m. 3 vacuoles rouges.

3 h. 55 m. 3 vacuoles rouges.

4 h. 10 m. 3 vacuoles rouges ;

4 h. 23 m. 2 vacuoles rouges, l'une est expulsée.

4 h. 30 m. L'infusoire a une seule vacuole rouge, il a rejeté la deuxième.

4 h. 48 m. L'infusoire rejette sa dernière vacuole.

Ainsi, si les infusoires sont nourris d'albumine, nous observons une succession régulière de deux réactions à l'intérieur de leurs vacuoles digestives ; la réaction acide dure près de 20 minutes, la réaction alcaline qui lui succède dure jusqu'à la fin de la digestion qui est terminée au bout d'une heure et demie.

Que se passe-t-il pendant ce temps à l'intérieur des vacuoles digestives ?

Quelques moments après que la réaction acide s'est établie à l'intérieur de la vacuole digestive son contenu diminue de dimensions et la vacuole devient elle-même plus petite.

Sans aucun doute cette diminution du volume de la vacuole n'est possible que grâce à l'absorption par le protoplasme d'une partie des substances contenues à l'intérieur de la vacuole. Il est très difficile, même presque impossible de voir si quelques grains d'albumine ou de jaune d'œuf se dissolvent à ce moment.

Bientôt la réaction de la vacuole devient alcaline. En même temps la vacuole augmente de volume, probablement grâce à la sécrétion par le protoplasma de certaines substances

qui passent à l'intérieur de la vacuole. Le bol alimentaire se désagrège en plusieurs parties ; depuis ce moment on peut observer la disparition des grains d'albumine ou de jaune d'œuf. C'est cette circonstance qui a fait dire à Nirenstein que chez l'infusoire les substances albuminoïdes sont digérées en milieu alcalin seulement : « Während der ganzen Zeit wo die Nahrungvacuole sauer reagiert findet keine sichtbare Veränderung der Dotterkörner statt ; erst nach dem Entritte alkalischer Reaktion beginnt die Verdauung der Dotterkörner und erfolgt bis zum Schlusse in einem alkalischen Medium ».

Si cela est vrai, si chez l'infusoire les substances albuminoïdes ne sont digérées qu'en milieu alcalin, quelle signification peut avoir la réaction acide qui apparaît si régulièrement chez les infusoires nourris d'albumine ou de jaune d'œuf ? L'affirmation de Hemmeter que la réaction acide apparaît seulement chez les Protozoaires nourris de bactéries vivantes ne correspond pas à la réalité ; son opinion que les acides sécrétés par les Protozoaires pendant la digestion servent à tuer les bactéries ne peut être vraie non plus. Nous verrons plus loin que quelquefois la réaction acide n'apparaît pas chez les infusoires s'ils sont nourris de certaines bactéries vivantes. Nirenstein qui a vérifié les observations de Hemmeter a constaté que les bactéries, les flagellés etc., sont vite tués à à l'intérieur des vacuoles digestives. Il n'ose pas cependant se prononcer si ces microorganismes sont tués par les acides ou par une autre sécrétion contenue à l'intérieur de la vacuole. Néanmoins il caractérise de la façon suivante les deux périodes de la digestion intracellulaire : « Die erste Periode oder die Periode der sauer Reaction charakterisiert sich durch die Abtötung aufgenommenen Organismen, die zweite Periode oder dic Periode der alkalischen Reaktion durch die eigentliche Verdauung ».

Il signale cependant quelques cas ou les flagellés sont restés vivants à l'intérieur des vacuoles digestives malgré leur réaction acide.

Tout cela nous fait chercher ailleurs l'explication de l'existence de deux périodes distinctes pendant la digestion intracellulaire. Mais voyons d'abord comment se passent les processus digestifs chez les infusoires qui sont nourris d'autres substances alimentaires par exemple de graisses, d'hydrates, de carbone, etc.

b) *Digestion du lait et de la graisse.*

Quelques infusoires de la culture E sont mis dans une infusion de foin pure où l'on ajoute un peu de lait et de Congoroth. En deux minutes, quand chaque infusoire a formé une ou deux vacuoles digestives, chacun d'eux fut placé sur une lame dans une goutte d'infusion de foin pure.

Les premières expériences m'ont montré que c'est la réaction acide qui prédomine pendant la digestion du lait. Certaines vacuoles restent acides tout le temps jusqu'à leur expulsion ; parfois certaines vacuoles prennent à leur périphérie seulement une coloration rouge ; mais les alcalis ne pénètrent pas plus loin à leur intérieur. Quelquefois la vacuole présente une coloration brunâtre sans devenir nettement alcaline.

Des expériences ultérieures m'ont démontré que ce n'est pas toujours en milieu acide que se fait la digestion du lait. Ainsi, par exemple, chez les infusoires de la culture B la réaction acide a été suivie comme cela a lieu normalement par la réaction alcaline qui dura jusqu'au moment de l'expulsion des vacuoles.

Comment faut-il expliquer les différences si considérables que les infusoires peuvent présenter dans leur manière de digérer le lait ? Je n'ai pas réussi à établir si c'est le milieu ou d'autres facteurs qui en sont la cause. Il est intéressant de remarquer cependant que si les vacuoles qui contiennent du lait restent longtemps à l'intérieur du corps de l'infusoire la réaction alcaline arrive à s'y établir ; si au contraire, ces vacuoles sont vite rejetées au dehors, la réaction reste tout le temps acide. Comme le lait n'est pas un aliment graisseux pur, il serait intéressant de voir comment les infusoires digéreront la graisse pure.

J'ai pris de l'huile d'olive dont j'ai préparé une émulsion

de la façon suivante : un peu d'huile d'olive mélangée de gomme est triturée dans un mortier jusqu'à ce qu'on obtienne un mélange uniforme ; on ajoute ensuite goutte par goutte de l'infusion de foin en continuant de triturer tout le temps. On obtient ainsi une très fine émulsion d'huile d'olive couleur de lait qui est volontiers absorbée par les infusoires.

Expérience n° 21

2 h. 43 m. Quelques infusoires de la culture E sont nourris de la façon habituelle d'émulsion d'huile d'olive.

2 h. 46 m. un infusoire a formé trois vacuoles.

2 h. 50 m. tous les 3 vacuoles sont colorées en bleu.

2 h. 55 m. 3 vacuoles bleues.

2 h. 58 m. 2 vacuoles sont bleues, l'une est colorée en rouge.

3 h. 10 m. 2 vacuoles bleues, une vacuole rouge.

3 h. 20 m. 2 vacuoles bleues, la vacuole rouge est expulsée.

3 h. 28 m. 1 vacuole bleue, l'autre vacuole est rejetée par l'infusoire.

3 h. 37 m. L'infusoire rejette sa dernière vacuole.

J'ai observé à peu près la même chose chez cinq autres infusoires, avec lesquels j'ai fait simultanément la même expérience.

Ces expériences ont été ensuite refaites avec d'autres cultures qui ont fourni des résultats plus uniformes. Quoiqu'on peut alors également observer parmi les vacuoles qui restent tout le temps acides, des vacuoles où la réaction alcaline suit la réaction acide, mais néanmoins le nombre relatif des dernières est toujours beaucoup plus petit que celui des premières. On peut affirmer avec certitude que c'est la réaction acide qui prédomine chez les infusoires pendant la digestion des graisses sur la réaction alcaline, que c'est l'inverse qui s'observe si cet aliment est de nature albuminoïde.

Comment peut-on s'expliquer ces faits ?

Il est possible que les graisses soient disloquées pendant

la digestion et que les acides gras ainsi libérés rendent acide le contenu de la vacuole digestive.

Mais cette explication est peu probable, car le Congoroth dont je me suis servi comme indicateur dans mes expériences, n'est sensible qu'à l'action des acides minéraux.

c) *Digestion de l'amidon.*

Expérience n° 22.

12 h. 37 m. Les infusoires sont nourris de très fine émulsion d'amidon colorée avec un peu de Congoroth.
12 h. 41 m. Un infusoire a formé quatre vacuoles rouges.
12 h. 45 m. L'infusoire renferme 4 vacuoles bleues.
12 h. 50 m. 4 vacuoles bleues.
1 h. 16 m. 3 vacuoles bleues, l'une est colorée en rouge.
1 h. 30 m. 3 vacuoles bleues, 1 vacuole rouge.
1 h. 46 m. 2 vacuoles bleues, 1 vacuole rouge, 1 vacuole bleue est expulsée.
1 h. 50 m. 2 vacuoles bleues, la vacuole rouge est rejetée.
2 h . 25 m. 2 vacuoles bleues sont rejetées.

Ainsi la digestion de l'amidon fut terminée en 2 heures.

Parmi les 4 vacuoles formées par l'infusoire, l'une a présenté successivement deux réactions différentes, les 3 autres ont gardé leur réaction acide jusqu'au moment de leur expulsion.

Donc, aussi bien pendant la digestion de l'amidon que des graisses, c'est la réaction acide qui prédomine dans la vacuole.

La question qui se pose naturellement à ce moment, c'est de savoir si les graisses et l'amidon sont vraiment digérés par l'infusoire.

L'observation directe au microscope ne nous donne aucun renseignement à ce sujet. Je n'ai pas réussi à remarquer quelque changement net d'aspect ou quelque cas de disparition rapide de grains d'amidon ou de gouttelettes graisseuses ; mais en même temps on ne peut pas affirmer avec certitude que ces subs-

tances ne soient altérées à l'intérieur des vacuoles digestives, car elles peuvent subir une digestion partielle. La bibliographie ne nous donne aucun renseignement précis à ce sujet. Meisner observa que les grains d'amidon absorbés par l'infusoire se colorent en rouge violet s'ils sont traités par l'iode ; cette circonstance indique la transformation de l'amidon en érythrodextrine. Fabre Domergue a constaté la même chose. D'autres observateurs affirment au contraire que ni l'amidon, ni les graisses ne subissent aucune altération à l'intérieur des vacuoles digestives.

Si, en effet, ni l'amidon, ni les graisses ne sont pas digérés par l'infusoire, on pourrait comprendre jusqu'à un certain point pourquoi la réaction alcaline par laquelle s'accomplit surtout la digestion de différentes substances s'efface presque complètement chez les infusoires nourris d'amidon et de graisses.

Mais les observations ultérieures n'ont pas confirmé cette manière de voir. Ainsi, par exemple on observe la succession de deux réactions, acide et alcaline, même si les infusoires sont nourris d'acides gras qui ne sont pas digérés du tout par eux.

Expérience n° 23.

A 10 h. 15 m. Je commence à nourrir les infusoires d'émulsion d'acide stéarique.
A 10 h. 20 m. Un infusoire renferme 4 vacuoles bleues.
A 10 h. 25 m. 3 vacuoles bleues, 1 vacuole rouge.
A 10 h. 28 m. 2 vacuoles bleues, 2 rouges.
A 10 h. 40 m. 4 vacuoles rouges.
A 10 h. 56 m. 3 vacuoles rouges, l'une est rejetée.

Ainsi tout le processus digestif est terminé au bout de 36 minutes. La réaction acide a duré 8-20 min., la réaction alcaline a duré à peu près autant.

Si les infusoires sont nourris de tribenzoïcine, on observe la même prédominance marquée de la réaction acide que s'ils avaient été nourris de véritables graisses.

Expérience n° 24.

A 2 h. 50 m. les infusoires sont nourris de tribenzoïcine et de Congoroth ; un infusoire forme 2 vacuoles.
A 2 h. 55 m. 2 vacuoles bleues.
A 3 h. 5 m. 2 vacuoles bleues bordées de rouge à la périphérie.
A 3 h. 10 m. 2 vacuoles bleues.
A 3 h. 18 m. 1 vacuole bleue, l'autre est rejetée.
A 3 h. 26 m. l'infusoire rejette sa dernière vacuole.

d). *Réactions des vacuoles digestives qui contiennent des substances indigestes.*

Parmi les différentes substances indigestes, ce n'est que de craie et dc verre pilé que j'ai essayé de nourrir les infusoires et d'étudier leur action sur les réactions des vacuoles digestives. Il est très difficile de faire des observations sur les vacuoles remplies de substances semblables, car elles sont alors sombres et opaques. C'est en lumière réfléchie seulement qu'on peut alors quelquefois déterminer approximativement la coloration des vacuoles.

Expérience n° 25.

A 12 h. 30 m. Je nourris les infusoires de verre pilé et de Congoroth.
A 12 h. 35 m. Un infusoire contient 3 vacuoles digestives.
A 12 h. 37 m. 3 vacuoles bleues.
A 12 h. 45 m. 3 vacuoles bleues.
A 12 h. 50 m. 2 vacuoles bleues, 1 est rouge.
A 12 h. 58 m. L'infusoire renferme une vacuole bleue, une vacuole rouge ; la troisième est rejetée.
A 1 h. 13 m. 1 vacuole bleue, la vacuole rouge est rejetée.

Aussi bien que pendant la digestion des graisses, c'est la réaction acide qui prédomine à l'intérieur des vacuoles remplies de verre pilé.

C'est au contraire la réaction alcaline qui prédomine si les infusoires sont nourris de craie.

EXPÉRIENCE N° 26.

A 10 h. 58 m. Les infusoires sont nourris d'émulsion de craie additionnée de Congoroth.

A 11 h. 3 m. Un infusoire renferme 6 vacuoles rouge.

A 11 h. 10 m. 6 vacuoles rouges.

A 11 h. 20 m. 6 vacuoles rouges.

A 11 h. 35 m. 5 vacuoles rouges, l'une est rejetée.

Il est possible que les acides soient neutralisés par la craie. Dans ce cas-là, on devrait s'attendre à observer des bulles d'acide carbonique à l'intérieur des vacuoles digestives ; mais même en employant les grossissements les plus forts, je n'ai pas réussi à en constater la présence.

En général, les infusoires absorbent la craie avec une certaine répugnance ; on peut conclure de ces faits que les vacuoles remplies de craie restent très peu de temps à l'intérieur de leur corps.

e). *Réactions des vacuoles pendant la digestion de différentes espèces de bactéries.*

EXPÉRIENCE N° 27.

A 1 h. 30 m. Je nourris quelques infusoires d'une émulsion épaisse de bact. *Colli* (1) colorée d'un peu de Congoroth.

A 1 h. 34 m. Un infusoire renferme 5 vacuoles rouges.

A 1 h. 40 m. 5 vacuoles rouges.

(1) Les bactéries *Colli* ont été cultivées sur de l'agar-agar ; l'enduit blanc qui s'est formé à la surface de la culture a été enlevé avec une infusion de foin stérilisée.

A 1 h. 50 m. 5 vacuoles rouges.
A 2 h. —
A 2 h. 30 m. —
A 3 h. —
A 3 h. 30 m. —
A 4 h. —
A 4 h. 28 m. 4 vacuoles rouges, une vacuole est expulsée.
A 5 h. Toutes les vacuoles sont rejetées.

D'autres infusoires ont fourni les mêmes résultats.

Malgré la durée très longue du processus digestif (3 heures et davantage) les vacuoles montraient tout le temps la réaction alcaline ; la réaction acide n'apparaît pas du tout pendant la digestion de ces bactéries (voir pl. XXII).

La même expérience a été refaite avec les bactéries *Proteus*.

Expérience n° 28.

A 3 h. 45 m. Quelques infusoires sont nourris d'émulsion épaisse de bactérie *Proteus* colorée de Congoroth.
A 3 h. 50 m. Un infusoire renferme 3 vacuoles rouges.
A 3 h. 55 m. 3 vacuoles rouges.
A 4 h. 10 m. —
A 4 h. 30 m. —
A 4 h. 50 m. —
A 5 h. 30 m. —
A 5 h. 49 m. une vacuole est rejetée.
A 5 h. 55 m. une autre vacuole est rejetée.
A 6 h. 10 m. une troisième vacuole est rejetée.

Les résultats obtenus sont les mêmes que si les infusoires eussent été nourris de bactéries *Colli*.

J'ai été très étonné de voir ensuite qu'on observe d'autres résultats si les infusoires sont nourris d'autres espèces de bactéries. Ainsi, par exemple, si les infusoires sont nourris de *Bacillus subtilis* ce n'est plus la réaction alcaline, mais la réac-

tion acide qui prédomine à l'intérieur de leurs vacuoles digestives.

Expérience n° 29.

On cultive le *Bacillus subtilis* sur de l'agart-agar; on enlève avec une infusion de foin pure l'épais enduit blanc qui se forme à la surface de la culture.

A 1 h. 30 m. quelques infusoires ont été nourris d'émulsion de *Bacillus subtilis* colorée de Congoroth.

A 1 h. 35 m. un infusoire a formé 4 vacuoles.

A 1 h. 40 m. 4 vacuoles bleues.

A 1 h. 45 m. 3 vacuoles bleues, une vacuole rouge.

A 1 h. 55 m. — —

A 2 h. 30 m. — —

A 3 h. 2 vacuoles bleues, une vacuole rouge ; une vacuole bleue est rejetée par l'infusoire.

A 3 h. 10 m. une vacuole bleue, une vacuole rouge, une autre vacuole bleue est rejetée.

A 3 h. 18 m. est rejetée une vacuole rouge.

Ainsi le processus digestif dure beaucoup moins longtemps si les infusoires sont nourris de *B. subtilis* au lieu de *B. Colli* ou de *B. Proteus*. Dans l'expérience qui vient d'être citée ce processus a été terminé au bout d'une heure et demie ; dans d'autres cas que je ne décrirai pas ici les vacuoles digestives remplies de *B. subtilis* ont été rejetées 30-40 minutes après leur formation. C'était toujours la réaction acide qui prédominait à leur intérieur. La plupart de ces vacuoles avaient une réaction acide très nette ; d'autres bordées de rouge à leur périphérie avaient une réaction faiblement alcaline.

Comme nous l'avons vu déjà (v. ch. III), le processus digestif est d'autant plus court que la substance dont l'infusoire se nourrit est moins assimilable. Les substances indigestes, l'aluminium, le soufre, la craie, par exemple, sont très vite rejetées par l'infusoire, tandis que les substances albuminoïdes

et certaines bactéries (*Colli*, *Proteus*) circulent très longtemps à l'intérieur des vacuoles digestives par tout le corps de l'infusoire.

Tout cela nous donne des raisons de croire que les *B. subtilis* munis d'une membrane assez épaisse sont mal digérés par les infusoires.

L'observation directe au microscope ne nous donne aucun renseignement à cet égard.

Probablement la plupart des *B. subtilis* sont rejetés sans altération, mais ils subissent peut-être une digestion partielle imperceptible au microscope.

J'ai essayé encore de nourrir mes infusoires de bactéries de tuberculose humaine que je me suis procurées en grande quantité à l'Institut de Médecine Expérimentale. Pour rendre cette expérience moins dangereuse, la culture des bacilles de tuberculose fut chauffée à 100°. Ensuite les bacilles furent enlevées avec une spatule de la surface de la pomme de terre sur laquelle elles avaient été cultivées ; elles furent mélangées d'une infusion de foin stérile et furent soigneusement triturées dans un mortier d'agate. On obtient ainsi une émulsion très fine des bacilles qui sont volontiers absorbées par les infusoires.

Expérience n° 30.

A 3 h. 32 m. Quelques infusoires sont nourris d'émulsion de bacilles de tuberculose colorée avec du Congo-roth.
A 3 h. 36 m. Un infusoire renferme 2 vacuoles rouges.
A 3 h. 40 m. 2 vacuoles bleues.
A 3 h. 50 m. 2 vacuoles bleues.
A 4 h. 2 m. 2 vacuoles rouges.
A 4 h. 30 m. 2 vacuoles rouges.
A 4 h. 58 m. 1 vacuole rouge, 1 autre est rejetée.
A 5 h. 8 m. est rejetée la dernière vacuole.

Les bacilles de tuberculose qui sont munies d'une membrane

cireuse ne peuvent pas, sans doute, être digérées par les infusoires ; néanmoins on observe à l'intérieur des vacuoles digestives deux réactions successives comme si les infusoires étaient nourris de substances albuminoïdes facilement assimilables.

Que pouvons-nous conclure de tous ces faits observés sur les infusoires nourris de différentes substances ?

Sans doute, les réactions des vacuoles digestives sont en un certain rapport avec la nature de la substance qu'elles contiennent. Si ce sont des substances albuminoïdes qui sont absorbées par les infusoires, on observe une succession régulière de deux réactions différentes à l'intérieur des vacuoles digestives ; on y observe d'abord une réaction acide qui est suivie de la réaction alcaline ; la première dure toujours moins longtemps que la dernière.

Si les infusoires sont nourris de graisses ou d'hydrates de carbone, c'est la réaction acide qui prédomine à l'intérieur de la vacuole sur la réaction alcaline.

Si les infusoires sont nourris de certaines bactéries (*B. Colli*, *Proteus*) la réaction acide s'efface complètement et les vacuoles digestives présentent tout le temps une réaction alcaline très nette.

Il est intéressant de constater que c'est la réaction acide qui prédomine surtout si les infusoires sont nourris de substances indigestes ou difficiles à digérer, par exemple de graisses, d'hydrates de carbone.

Au contraire, c'est la réaction alcaline qui prédomine dans les vacuoles digestives quand elles renferment des substances facilement assimilables.

Tout cela nous permet de supposer que c'est surtout en milieu alcalin que se fait la digestion des aliments absorbés par l'infusoire ; mais cette conclusion n'entraîne pas nécessairement la conviction que la réaction acide n'a aucune signification pour la digestion de ces substances. Cette réaction qui apparaît toujours si régulièrement pendant la digestion des substances

albuminoïdes doit aussi avoir son importance. Peut-être sert-elle à activer quelque proferment, ou à coaguler les substances albuminoïdes qui sont en cet état plus facilement digérées par les ferments tripsyques. Peut-être les acides qui se trouvent pendant ce stade à l'intérieur des vacuoles digestives jouent le rôle, comme le pense Prowazek, d'un ambocepteur par rapport à quelque complément qui servirait de ferment digestif.

Une autre supposition est également probable. Il est possible que chez les infusoires comme chez les animaux supérieurs, ce soient plusieurs sortes de ferments qui prennent part à la digestion, les uns agissant en milieu acide, les autres en milieu alcalin.

J'ai essayé de m'approcher de la solution de ce problème d'un autre côté.

Si les infusoires possèdent en effet des ferments analogues à la pepsine et à la tripsyne, ces ferments ajoutés aux substances dont l'infusoire se nourrit devraient accélérer chez lui les processus digestifs. Pour vérifier cette supposition j'ai fait l'expérience suivante.

Expérience n° 31.

Je détermine chez les infusoires de la culture E le temps qui leur est nécessaire pour digérer du jaune d'œuf pur et du jaune d'œuf mélangé de tripsyne.

A 2 h. 17 m. je nourris une portion de ces infusoires de jaune d'œuf pur.

A 2 h. 21 m. un infusoire renferme 5 vacuoles digestives à son intérieur.

A 4 h. 18 m. il rejette une de ses vacuoles.

Ainsi deux heures sont passées depuis la formation des vacuoles digestives jusqu'à l'expulsion de la première d'entre elles.

Les infusoires d'une autre portion sont nourris à 2 h. 12 m. de jaune d'œuf mélangé de tripsyne.

A 2 h. 21 m. un infusoire a formé 5 vacuoles digestives.

La première vacuole est expulsée à 3 h. 53 m.

Ainsi, dans ce cas-là, le processus de digestion du jaune d'œuf n'a duré qu'une heure 36 minutes.

De telles observations isolées n'ont pas grande signification, car on peut interpréter comme une variation individuelle une certaine accélération de la digestion que l'on peut observer J'ai été obligé donc de refaire les mêmes observations sur un grand nombre d'infusoires. Le tableau suivant indique le temps nécessaire aux infusoires pour la digestion complète du jaune d'œuf pur ou mélangé de tripsyne.

Tableau VIII.

DURÉE DE LA DIGESTION du jaune d'œuf pur	DURÉE DE LA DIGESTION du jaune d'œuf mélangé de tripsyne
1 h. 58 m.	1 h. 32 m.
2 h. 2 m.	1 h. 24 m.
1 h. 42 m.	1 h. 11 m.
1 h. 37 m.	1 h. 19 m.
2 h.	1 h. 33 m.
1 h. 40 m.	1 h. 45 m.
2 h. 10 m.	1 h. 28 m.
1 h. 57 m.	1 h. 20 m.
2 h.	1 h. 15 m.
1 h. 50 m.	1 h. 44 m.
1 h. 52 m.	1 h. 8 m.
2 h. 8 m.	1 h. 6 m.
2 h.	1 h. 10 m.
1 h. 48 m.	1 h. 22 m.
2 h. 5 m.	1 h. 5 m.
En moyenne 1 h. 55 m.	En moyenne 1 h. 21 m.

Les mêmes expériences ont été refaites avec la pepsine.

Il suffit de jeter un coup d'œil sur ces tableaux pour voir que l'addition de tripsyne accélère un peu la digestion des substances albuminoïdes, tandis que la pepsine n'a aucune influence sur la rapidité de ces processus.

TABLEAU IX.

DURÉE DE LA DIGESTION du jaune d'œuf pur	DURÉE DE LA DIGESTION du jaune d'œuf mélangé de pepsine
1 h. 50 m.	1 h. 38 m.
1 h. 45 m.	1 h. 40 m.
1 h. 43 m.	1 h. 56 m.
1 h. 52 m.	1 h. 46 m.
2 h. 2 m.	1 h. 97 m.
1 h. 48 m.	1 h. 50 m.
1 h. 55 m.	2 h. 3 m.
2 h. 8 m.	2 h. 2 m.
En moyenne 1 h. 55 m.	En moyenne 1 h. 49 m.

TABLEAU X.

DURÉE DE LA DIGESTION de l'albumine pure	DURÉE DE LA DIGESTION de l'albumine mélangée de pepsine
57 m.	48 m.
54 m.	50 m.
49 m.	1 h. 8 m.
59 m.	1 h. 4 m
44 m.	1 h. 2 m.
49 m.	58 m.
1 h. 1 m.	48 m.
47 m.	1 h. 6 m.
1 h. 55 m.	59 m.
1 h. 43 m.	50 m.
1 h. 27 m.	1 h. 1 m.
1 h. 10 m.	1 h. 18 m.
1 h. 45 m.	1 h. 50 m.
55 m.	1 h. 1 m.
En moyenne 1 h. 8 m.	En moyenne 1 h. 12 m.

On peut encore essayer de déterminer d'une autre façon la nature des ferments employés par l'infusoire pendant la digestion des substances albuminoïdes. On peut se servir de la méthode employée ordinairement en physiologie pour extraire

les ferments de différentes portions du tractus intestinal. A cet effet, on triture soigneusement un organe dont on veut étudier les ferments dans un mortier et on en prépare ensuite des extraits, soit avec de l'eau, soit avec de la glycérine.

L'action des ferments ainsi obtenus est ensuite étudiée in vitro.

En **1877**, KRUKENBERG a essayé de déterminer ainsi la nature des ferments des Myxomycètes. KRUKENBERG a trouvé que l'extrait des Myxomycètes digère les substances albuminoïdes en milieu acide, c'est-à-dire que le ferment des Myxomycètes se rapproche de la pepsine par ses propriétés.

Tout récemment MOUTON et MESNIL ont fait des expériences analogues. MOUTON a cultivé sur de la gélatine des amibes en énorme quantité. L'extrait des amibes qu'il a obtenu digérait la gélatine en milieu alcalin ; le chauffage à 60° détruisait ses propriétés protéolytiques.

MESNIL et MOUTON ont préparé ensuite des extraits analogues de Paramécies ; les extraits obtenus par ces auteurs agissaient en milieu neutre.

Toutes ces expériences démontrent que les ferments employés par les amibes et les infusoires à digérer les substances albuminoïdes ont quelque ressemblance avec la tripsyne.

Les expériences de MOUTON et de MESNIL seraient concluantes si nous étions sûrs que les infusoires ne possèdent qu'un seul ferment protéolytique. Mais il est possible que les infusoires aussi bien que les animaux supérieurs aient deux sortes de ferment, un ferment pepsinoïde qui agirait en milieu acide et un ferment tripsynoïde qui agirait en milieu alcalin. Dans ce cas-là les extraits des infusoires obtenus par MOUTON et MESNIL devraient contenir à la fois deux ferments différents qui agissent dans des conditions différentes ; il serait alors complètement impossible d'étudier à l'aide d'extraits semblables l'action spécifique de chaque ferment isolé.

X. Réflexes conditionnels chez les infusoires.

En terminant mon travail je voudrais décrire les expériences que j'ai tentées pour étudier chez les infusoires les réflexes conditionnels. L'importance de l'étude des réflexes conditionnels a été mise dernièrement en lumière, grâce aux travaux remarquables de M. le Prof. J. P. Pawlow et de ses élèves. Voilà en quoi consistent ces réflexes conditionnels. Après que Glynsky a réussi au laboratoire de M. Pawlow à mettre des fistules sur les conduits des glandes salivaires, on a pu suivre exactement le travail de ces glandes.

Wulfsohn a montré l'un des premiers l'influence des centres psychiques sur la sécrétion de la salive. On a commencé ensuite au laboratoire de M. Pawlow une étude systématique et détaillée de ces intéressants phénomènes psychiques.

Tolotschinoff, Babkine etc., ont démontré que l'odeur ou l'aspect seul des substances alimentaires provoque chez le chien la sécrétion de la salive qui ne diffère en rien de la salive sécrétée pendant les repas.

On a constaté en même temps quelques différences importantes entre l'action des réflexes gustatifs immédiats et des réflexes provoqués par l'aspect ou par l'odeur des substances. Les premiers déterminent toujours l'écoulement de la salive, les derniers — non. Ainsi, par exemple, si l'on excite trop longtemps le chien ou si le chien se trouve en mouvement pendant l'excitation, les glandes salivaires cessent tout à coup de réagir aux excitations perçues par les centres visuels ou olfactifs. Le réflexe éteint ainsi peut réapparaître de nouveau si en excitant les centres visuels ou olfactifs on provoque en même temps l'écoulement de la salive au moyen d'un réflexe immédiat.

Un élève de M. Pawlow, Boldyreff en étudiant la physiologie des glandes salivaires a montré le premier que chaque excitation externe qui agit simultanément avec les excitations gustatives immédiates peut devenir ensuite un réflexe indé-

pendant et provoquer à lui seul l'écoulement de la salive. Ainsi, par exemple, si en excitant les centres gustatifs du chien on lui fait entendre en même temps un même son ou si on lui gratte en même temps la peau dans un même endroit, après tout une série de coïncidences de ces deux sortes d'excitation, il suffit de gratter la peau du chien ou d'émettre le même son qu'auparavant pour déterminer l'écoulement de la salive.

Ainsi des excitations auditives ou mécaniques qui n'ont rien de commun avec les glandes salivaires et qui n'ont jamais provoqué aucune réaction de leur part, deviennent capables de déterminer l'écoulement de la salive après avoir été combinées plusieurs fois avec des excitations gustatives immédiates. Ce sont les excitations de ce genre que Pawlow a appelées « excitations conditionnelles » et les reflexes qu'elles provoquent « réflexes conditionnels ». Boldyrew, Vartanow, Kacherinikow, Zélény, Orbeli ont obtenu de tels réflexes conditionnels pour les sons, les odeurs, les rayons lumineux, le refroidissement ou le chauffement local de la peau à 50°, etc.

Zélény, qui en donnant à manger aux chiens de la poudre de viande, produisait en même temps sur eux différentes excitations auditives (sons d'aristone, de camertone à air, de sifflet, etc.), a obtenu des réflexes conditionnels, non seulement pour des sons isolés, mais pour certains accords déterminés, etc. Il a réussi à démontrer la finesse remarquable de l'ouïe du chien qui distingue des sons qui ne diffèrent que d'un quart de ton entre eux. La variation du timbre du son, de son intensité, provoque déjà chez le chien une autre réaction. Orbeli en étudiant les excitations lumineuses a pu démontrer que le chien ne distingue pas certaines couleurs. Ainsi le phénomène de réflexe conditionnel découvre des voies nouvelles à l'étude de la phsychologie animale.

En parlant de l'importance de l'étude des réflexes conditionnels pendant son discours prononcé à Londres J. P. Pawlow s'est exprimé dans les termes suivants : « La physiologie des surfaces principales de perception (œil, oreille) a consisté

jusqu'ici presque uniquement en matériel subjectif ; cette circonstance tout en présentant certains avantages limitait naturellement le pouvoir de l'expérimentateur. L'étude des excitations conditionnelles des animaux supérieurs fait disparaître complètement cette limitation et rend dès à présent possible l'étude d'un grand nombre des questions importantes dans cette région que l'on peut aborder avec toutes les ressources énormes que l'expérimentation sur les animaux met à la disposition du physiologiste. »

Je crois aussi de mon côté que l'observation des réflexes conditionnels doit rendre d'énormes services à l'étude de la physiologie de la vue, de l'ouïe et de la psychologie des animaux inférieurs, où la méthode d'analogie avec les sensations humaines est encore plus difficile à appliquer qu'à l'étude des animaux supérieurs.

J'ai essayé d'appliquer la méthode de Pawlow à l'étude des infusoirs.

A cet effet il faudrait trouver un certain agent excitateur absolu qui provoquerait chez les infusoires une réaction immédiate bien déterminée et de le combiner ensuite avec un autre excitateur.

Comme excitateur absolu j'ai choisi le carmin dont la présence détermine une réaction déterminée chez les infusoires qui en étaient longtemps nourris. Nous avons déjà vu que les infusoires, qui ont été longtemps nourris de carmin, repoussent avec leurs cils les grains de carmin au lieu de les absorber comme ils font ordinairement avec toutes les parcelles qu'ils rencontrent. Est-il possible de combiner cette réaction avec quelque autre excitation, par exemple avec l'action de certains rayons, de certaines substances, etc. ?

J'ai fait l'expérience suivante à ce sujet.

Expérience n° 32.

Dans un petit flacon renfermant de la culture d'infusoires, j'ajoute du carmin et un peu d'alcool (1 %). Dans quelques

jours, quand ces infusoires eurent cessé d'absorber le carmin, j'ai étudié leur manière de réagir sur la présence de carmin et d'autres substances pures ou mélangées d'alcool.

I. Une goutte de culture d'infusoire + 8 gouttes d'eau + 1 goutte d'émulsion de carmin.

En trente minutes — pas de vacuoles.

II. Une goutte de culture d'infusoire + 5 gouttes d'eau + 3 gouttes d'alcool + 1 goutte de carmin :

En trente minutes — pas de vacuoles.

III. 1 goutte de culture d'infusoire + 8 gouttes d'eau + 1 goutte de levure de bière additionnée d'un peu de Congoroth.

12, 8, 6, 4, 0, 11, 7, 9, 16, 8
4, 13, 9, 0, 12, 3, 8, 4, 10, 1 } 156 : 2 = 7,8.

IV. 1 goutte de culture d'infusoire + 5 gouttes d'eau + 3 gouttes d'alcool + 1 goutte de levure de bière.

0, 0, 0, 2, 4, 3, 0, 8, 0, 4
3, 0, 9, 0, 5, 5, 0, 2, 3, 1 } 55 : 20 = 2,2.

Pour contrôler l'action de l'alcool dans cette expérience je donnai à manger de la levure pure ou mélangée d'alcool aux infusoires de la même culture, mais qui n'avaient pas été nourris de carmin.

V. 1 goutte de culture d'infusoire + 8 gouttes d'eau + 1 goutte de levure de bière :

8, 4, 6, 8, 13, 9, 5, 2, 6
9, 4, 3, 9, 5, 5, 6, 8, 5, 9 } 128 : 20 = 6,4.

VI. 1 goutte de culture d'infusoire + 5 gouttes d'eau + 3 gouttes d'alcool + 1 goutte de levure de bière :

7, 9, 9, 8, 9, 7, 8, 8, 6, 8
7, 9, 7, 8, 6, 8, 10, 6, 8, 8 } 156 : 20 = 7,8.

J'ai fait l'expérience analogue avec de la sépia. Je donnai de la sépia pure ou mélangée d'alcool aux infusoires qui avaient cessé de manger du carmin additionné d'alcool.

VII. 1 goutte de culture d'infusoire + 8 gouttes d'eau + 1 goutte d'émulsion de sépia :

12, 8, 10, 14, 8, 7, 12, 11, 13, 15
10, 8, 10, 8, 11, 11, 9, 10, 10, 8 } 205 : 20 = 10,2.

VIII. 1 goutte de culture d'infusion + 8 gouttes d'eau + 3 gouttes d'alccol + 1 goutte d'émulsion de sépia :

10, 10, 8, 8, 7, 8, 8, 7, 8, 10 }
7, 8, 9, 7, 9, 10, 8, 11, 8, 9 } 170 : 20 = 8,5.

Je refis ensuite la même chose avec des infusoires normaux, c'est-à-dire qui n'avaient pas été nourris de carmin additionné d'alcool.

IX. 1 goutte de culture d'infusoire + 8 gouttes d'eau + 1 goutte d'émulsion de sépia :

19, 11, 8, 14, 9, 6, 11, 12, 13, 17 }
8, 11, 17, 9, 11, 5, 9, 9, 6, 16 } 214 : 20 = 10,7.

X. 1 goutte de culture d'infusoire + 5 gouttes d'eau + 3 gouttes d'alcool + 1 goutte d'émulsion de sépia :

8, 15, 16, 16, 11, 14, 11, 8, 15, 16 }
13, 13, 12, 9, 8, 8, 10, 8, 10, 18 } 239 : 20 = 11,8.

Ces expériences démontrent que les infusoires laissés plusieurs jours dans une émulsion de carmin additionnée d'un peu d'alcool cessent de manger du carmin. Ils continuent à absorber d'autres substances, par exemple de la sépia ou de la levure de bière. Mais si, en même temps qu'on donne à manger de la levure à ces infusoires, on ajoute une petite dose d'alcool à la culture, les infusoires refusent d'absorber la levure ou en absorbent très peu ; 7 infusoires entre 20 n'ont formé aucune vacuole dans ce cas-là. Les expériences de contrôle (V et VI) montrent que ce n'est pas l'alcool à lui seul qui a opprimé dans ce cas la formation des vacuoles ; car la même dose d'alcool ajoutée à la culture des infusoires ordinaires au lieu d'opprimer a stimulé chez eux la formation des vacuoles en leur faisant absorber plus activement de la levure.

Donc les infusoires nourris longtemps de carmin additionné d'alcool réagissent en présence de l'alcool comme ils réagiraient en présence du carmin même ; c'est donc par une sorte de *réflexe conditionnel* qu'ils répondent à l'excitation que l'alcool produit sur eux.

Le défaut principal de ces expériences consiste en ce que

j'ai pris aussi bien comme agent d'excitation conditionnelle que comme agent d'excitation immédiate une substance chimique.

Il serait intéressant de combiner les excitations immédiates chimiques avec des excitations d'un autre genre, par exemple avec des excitations lumineuses ou avec des excitations dues à des variations de la température comme le fait Paulow dans ses expériences.

A cet effet, j'ai fait l'expérience suivante :

Les infusoires de la culture F ont été placés (le 17 mars) dans un petit bocal contenant de l'émulsion de carmin et ont été laissés ainsi plusieurs jours à la lumière rouge (1).

Après plusieurs jours, j'ai déterminé l'intensité avec laquelle ces infusoires absorbent le carmin à la lumière rouge et à la lumière du jour ordinaire.

Expérience N° 33.

Les infusoires sont munis de carmin en lumière rouge. En 30 minutes ils ont formé le nombre suivant de vacuoles digestives :

2,	0,	0,	0,	0,	4,	6,	3,	0,	2	25 : 20 = 1, 2.
0,	0,	4,	0,	0,	0,	3,	1,	0,	0	

Ensuite les mêmes infusoires sont nourris de carmin à la lumière du jour :

2,	0,	0,	0,	0,	3,	0,	0,	5,	0	28 : 20 = 1,4
1,	0,	0,	0,	0,	3,	0,	0,	6,	8	

Pour comparer, j'ai pris les infusoires de la même culture F non nourris préalablement de carmin. Mis dans l'émulsion de carmin, ces infusoires ont formé en 30 minutes le nombre suivant de vacuoles digestives :

a) à la lumière du jour :

16,	11,	10,	7,	6,	13,	2,	0,	6,	6	163 : 20 = 8,1.
13,	2,	7,	8,	13,	10,	9,	15,	0,	9	

(1) Pour avoir continuellement un éclairage rouge, je me suis servi d'une lampe électrique dont la lumière était filtrée par un verre rouge.

b) à la lumière rouge :

13, 14, 2, 19, 11, 11, 14, 17, 7, 19 }
20, 17, 16, 14, 6, 11, 19, 21, 13, 9 } 273 : 20 = 13,6

Ainsi, il est certain que les infusoires après être restées quelque temps dans l'émulsion de carmin à la lumière rouge ont cessé presque complètement d'absorber cette substance. Il est nécessaire de déterminer si la lumière rouge peut exercer à présent sur ces infusoires des excitations conditionnelles et les faire cesser d'absorber une autre substance alimentaire que le carmin.

Les infusoires qui ont cessé de manger le carmin à la lumière rouge sont nourris d'émulsion d'albumine à la lumière rouge. En 30 minutes, on a compté chez ces infusoires le nombre suivant de vacuoles digestives :

15, 8, 20, 10, 14, 13, 15, 14, 11 }
18, 17, 8, 12, 18, 14, 16, 13, 14, 10 } 278 : 20 = 13,9

Pour contrôler ces observations j'ai soumis à l'éclairage rouge dans une émulsion d'albumine des infusoires qui n'avaient pas été nourris préalablement de carmin :

22, 18, 23, 6, 9, 20, 9, 8, 15, 14 }
20, 11, 18, 21, 19, 16, 20, 18, 14, 11 } 312 : 20 = 15,6

Ainsi les infusoires qui refusent d'absorber du carmin à la lumière rouge forment à la lumière rouge moins de vacuoles à albumine que les infusoires ordinaires.

Des résultats un peu plus nets ont été obtenus quand on a fait manger aux infusoires de la sépia ou de la levure.

Les infusoires de la culture C qui ont été nourris pendant plusieurs jours de carmin à la lumière rouge ont été placés pour 30 minutes dans une émulsion de sépia. A la lumière rouge ils ont formé le nombre suivant de vacuoles digestives :

11, 6, 4, 16, 12, 9, 14, 0, 7, 11 }
11, 14, 10, 12, 7, 6, 8, 11, 15, 7 } 191 : 20 = 9,5

Les infusoires de contrôle non nourris de carmin ont donné à la lumière rouge le nombre suivant de vacuoles digestives :

21, 23, 11, 24, 22, 16, 13, 20, 16 }
22, 24, 9, 15, 7, 17, 21, 13, 16, 18 } 346 : 20 = 17,3

Il est intéressant de remarquer qu'à la lumière du jour ordinaire les mêmes infusoires forment en 30 minutes un nombre beaucoup plus petit de vacuoles digestives :

A la lumière du jour :

11, 12, 13, 12, 12, 14, 13, 9, 11, 12
4, 9, 14, 12, 14, 13, 17, 10, 15, 17 } 244 : 20 = 12,2

La même expérience a été refaite avec la levure. Les infusoires qui ont cessé de manger à la lumière rouge ont été nourris de levure et ont formé en 30 minutes à la lumière rouge le nombre suivant de vacuoles digestives :

3, 0, 4, 6, 5, 4, 0, 5, 4, 4
5, 7, 5, 4, 7, 6, 8, 4, 3, 4 } 88 : 20 = 4,4

Les infusoires de contrôle (non nourris de carmin à la lumière rouge) ont formé en 30 minutes le nombre suivant de vacuoles digestives :

5, 6, 0, 7, 7, 6, 8, 13, 10, 5
7, 11, 4, 7, 13, 0, 8, 9, 9, 8 } 143 : 20 = 7,1.

Ainsi, aussi bien dans ces expériences que dans les expériences décrites plus haut, les infusoires qui ont cessé de manger le carmin à la lumière rouge, forment en lumière rouge dans une émulsion de sépia ou de levure presque deux fois moins de vacuoles digestives que les infusoires de contrôle qui n'ont pas été soumis à l'action de la lumière rouge.

Nous avons vu plus haut que la lumière rouge ne peut diminuer de soi-même l'intensité de la formation des vacuoles digestives.

Donc, si elle gêne néanmoins la formation des vacuoles digestives, cela veut dire que les infusoires ont acquis un réflexe conditionnel par rapport à la lumière rouge ; en d'autres mots, la lumière rouge est devenue un agent d'excitation conditionnelle qui agit de la même manière qu'un agent d'excitation immédiate (carmin).

Il faut remarquer que ces expériences ne réussissent pas toujours si bien que je l'ai décrit plus haut.

Il y a eu des cas où l'agent d'excitation conditionnelle (lu-

mière rouge) au lieu d'opprimer a stimulé au contraire la formation des vacuoles digestives.

Pour en donner un exemple, je citerai l'observation suivante :

Le 28 mars, les infusoires de la culture A ont été placés dans un bocal contenant de l'émulsion de carmin et ont été soumis ainsi pendant 5 jours à l'éclairage rouge.

Quand ils ont cessé de manger du carmin, on a mis de la levure à leur disposition. En 30 minutes, ils ont formé à la lumière rouge le nombre suivant de vacuoles digestives :

22,	11,	0,	0,	19,	6,	5,	0,	5,	9	172 : 20 = 8, 6
34,	18,	0,	0,	15,	20,	10,	0,	2,	7	

A la lumière du jour ils ont fourni les nombres suivants :

12,	7,	2,	8,	9,	11,	9,	9,	4,	5	135 : 20 = 6, 7
4,	0,	7,	6,	8,	8,	7,	10,	7,	2	

Les infusoires de contrôle non nourris préalablement de carmin à la lumière rouge ont formé à la lumière du jour le nombre suivant de vacuoles digestives à levure :

4,	0,	3,	5,	0,	2,	6,	4,	5,	7	75 : 20 = 3,7
0,	3,	8,	5,	3,	0,	4,	7,	4,	5	

et à la lumière rouge :

7,	0,	0,	4,	5,	0,	6,	5,	0,	0	17 : 20 = 3, 5
8,	5,	0,	0,	6,	4,	0,	2,	7,	12	

Ainsi, dans ce cas-là les infusoires qui refusent de manger du carmin absorbent de la levure en plus grande quantité que les infusoires de contrôle.

Jamais je n'ai réussi d'obtenir de tels agents d'excitation conditionnelle qui arrêteraient les processus de formation des vacuoles digestives d'une façon aussi complète que le carmin.

Il est probable que ces insuccès doivent être attribués aux défauts de la technique qui n'était pas parfaite. Ainsi, par exemple, quand on soumet les infusions à l'éclairage rouge, les infusoires subissent non seulement l'action des rayons rouges, mais aussi bien l'action des rayons infrarouges qui émanent de la lampe électrique ; et celles-ci en produisant une certaine

élévation de la température peuvent stimuler la formation des vacuoles.

Il serait nécessaire d'isoler l'action de toutes ces catégories de rayons.

J'ai également essayé d'obtenir des réflexes conditionnels avec d'autres agents d'excitation (par la température par exemple), mais sans succès jusqu'ici.

En somme ces expériences sont loin d'être terminées, et si je me permets de parler de mes tentatives, ce n'est que pour faire voir que l'application des méthodes dont se servent Pawlow et ses élèves dans leurs travaux sur les réflexes conditionnels nous découvre des voies nouvelles dans l'étude des Protozoaires et des animaux inférieurs, en général.

XI. CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

1). La formation des vacuoles chez les Paramécies est due au mouvement des cils péribuccaux. Ces cils font passer les parcelles alimentaires dans le pharynx au fond duquel se forme la vacuole digestive. Les dimensions des vacuoles digestives varient beaucoup. Les substances indigestes (carmin, sépia, aluminium, etc.) provoquent la formation de petites vacuoles ; les substances assimilables (jaune d'œuf, albumine, bactéries) provoquent, surtout au début, la formation de vacuoles de grandes dimensions. Si ensuite l'infusoire continue à être nourri de substances assimilables, les vacuoles digestives se forment de plus en plus petites et finissent enfin par atteindre leurs dimensions normales.

2). Les infusoires d'une même culture placés dans les mêmes conditions forment le même nombre de vacuoles digestives.

Le nombre de parcelles alimentaires suspendues dans l'eau n'a pas d'influence sur la formation des vacuoles digestives.

3). La nature des substances dont sont nourris les infusoires a une grande influence sur la formation des vacuoles digestives.

Les infusoires nourris de substances assimilables forment plus de vacuoles que les infusoires nourris de substances indigestes.

4). L'intensité de la formation des vacuoles digestives varie chez les mêmes infusoires aux différents moments de leur activité. Quand on nourrit les infusoires d'une substance, ils forment tout d'abord des vacuoles digestives en assez grand nombre ; l'intensité de cette formation tombe ensuite et se relève une demi-heure après le début de l'expérience pour retomber ensuite de nouveau.

La vitesse du processus de formation d'une vacuole digestive reste toujours à peu près la même ; c'est surtout la durée des intervalles entre les moments de la formation de deux vacuoles consécutives qui varie suivant la nature de la substance dont on nourrit les infusoires. Ces intervalles sont plus courts si ces substances sont assimilables ; ils sont plus longs si ces substances sont indigestes.

C'est de la durée de ces intervalles que dépend surtout le nombre des vacuoles formées par l'infusoire.

5). Le parcours décrit par la vacuole digestive est presque toujours le même.

6). La durée de la circulation des vacuoles digestives varie beaucoup suivant la nature des substances qu'elles contiennent. Les vacuoles qui renferment des substances assimilables circulent plus longtemps que celles qui contiennent des substances indigestes et qui sont vite rejetées par l'infusoire.

7). Les vacuoles qui renferment des substances indigestes se déplacent dans le corps de l'infusoire plus vite que les vacuoles qui renferment des substances assimilables.

8). La durée de la circulation des vacuoles digestives qui renferment des substances indigestes se raccourcit beaucoup si l'infusoire en a été longtemps nourri.

9). Le milieu externe a aussi une certaine influence sur la formation des vacuoles digestives.

Le milieu des vieilles cultures diminue l'intensité de la formation des vacuoles digestives.

Les vacuoles digestives se forment plus vite dans un milieu faiblement acide que dans un milieu faiblement alcalin.

10). L'alcool et certaines combinaisons arsénicales en faibles doses stimulent la formation des vacuoles digestives.

11). La température basse retarde la formation des vacuoles ; le nombre des vacuoles formées par l'infusoire croît au fur et à mesure que la température s'élève. La formation des vacuoles cesse à 33-34° et l'infusoire lui-même périt bientôt à cette température.

12). Les infusoires nourris longtemps de substances indigestes en absorbent de moins en moins ; après un certain temps de nombreux infusoires cessent complètement de manger de ces substances même si on les transporte dans une autre émulsion fraîche de ces substances. Ces infusoires continuent néanmoins d'absorber d'autres substances de la même façon qu'auparavant.

13). Les infusoires qui ont cessé de manger du carmin continuent de ne pas en absorber jusqu'à ce qu'ils ne se divisent. Les cellules-filles recommencent de nouveau à absorber du carmin.

14). Les Paramécies peuvent choisir leur nourriture.

15). Si les infusoires sont nourris de substances albuminoïdes leurs vacuoles digestives présentent d'abord une réaction acide et ensuite une réaction alcaline qui dure jusqu'à l'expulsion de la vacuole. Si les infusoires sont nourris de graisses et d'hydrates de carbone, c'est la réaction acide qui prédomine à l'intérieur de leurs vacuoles digestives sur la réaction alcaline. C'est le contraire qui s'observe si les infusoires sont nourris de certaines espèces de bactéries.

16). L'addition de tripsyne à la nourriture accélère chez les infusoires leur processus digestif ; la pepsine n'a pas d'influence sur la vitesse de ce processus.

17). Les infusoires peuvent présenter des phénomènes de réflexe conventionnel.

En terminant mon mémoire, je dois remercier M. A. Goladjiew du concours qu'il m'a apporté pendant ce travail.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1891. Binet (A.). La vie psychique de microorganismes.

1909. Bohn (G.). La naissance de l'intelligence.

1896. Bordet (J.). Recherches sur la phagocytose (*Ann. Inst. Pasteur*, T. 10.)

1889. Bütschli (O.). Protozoa.

1911. Citowitch. (J. S.). Origine et formation des réflexes conditionnels normaux. (*Thèse Acad. de Méd. Mil. S. Pétersbourg.*)

1903. Fürth (O.). Chemische Physiologie der niederen Tiere.

1886-1887. Greenwood (M.). On the digestive process in some Rhisopods. (*Journal of Physiologic.* Vol. 7 et 8.)

1896. Hemmerter (G.). On the role of acid in the digestion of certains Rhizopods. (*The Amer. Natur.* V. 30).

1897. Jennings (N. S.). Studies on reactions to stimuli in unicelular organism. (*J. of Phys.* Vol. XXI.)

1908. — Progress in the study of the behavior of the lower organisms during the post year. (*Psycol. Bulletin.* Vol. V.)

1910. — Das Verhalten der niederen Organismen.

1890-1891. Le Dantec. Recherches sur la digestion intracellulaire chez les Protozoaires. (*Ann. Inst. Pasteur.* T. 4 et 5).

1910. Matheny. Effects of Alcohol on the Life Cycle of *Paramecium.* (*J. of exp. Zool.*)

1888. Meissner (M.). Beitrage zur Ernährungs physiologic der Protozoa. (*Zeit. f. wiss. Zool.* Bd. 46.)

1901 Mesnil (F.). Recherches sur la digestion et les diastases intracellaires des Actinies. (*Ann. Inst. Pasteur.*)

1907. Metalnikow (S.). Ueber die Ernährung der Infusoria und deren Fähigkeit ihre Nahrung zu wählen (*Tr. Soc. Nat. S. Pétersbourg.* B. 38).

1901. Metschnikoff (E.). Immunité.

1902. Mouton. Sur les diastases intracellulaires des Amibes. (*Ann. Inst. Pasteur.*)

1905. Nierenstein (E.). Beitrage zur Ernährungsphysiologic der Protisten. (*Zeit. f. allg. Physiol.* Bd. 5).

1908. Nowikoff (M.). Ueber das Schilddrusen extrakts und einiger anderer Organ-stoffe auf Ciliaten. (*Arch. f. Prot.* B. 12.)

1903. Pawlow (J. P.). Psychologic expérimentale et psychopathologie. (*Mémoires de l'Académie Impériale de Médecine Militaire S. Pétersbourg.*)

1907. — Discours de Londres (*Mémoires de l'Acad. Imp. de Méd. Militaires S. Pétersbourg*).

1910. Prowazek (S.). Einführung in die Physiologie der einzelligen.

1910. — Giftwirkung und Protozoenplasma. (*Arch. f. Prot.* Bd 18).

Rautmann. Der Einfluss der Temperatur auf das Grossenverhältniss der Protoplasma körpers und Kern. (*Arch. f Zellf.* Bd III.)

1902. Korentchewsky Vergfleichende pharmak. Untersuchungen über die Wirkung verschieden. Giften an einzel. Organismen. (*Arch. f. exp. Pathol.* Bd. XLIX.)

1903. Sand (René). Ueber die Einwirkung der arsenigen Säure auf den Infusorienkörper. (*Ref. in Cent. f. Biol.* Bd. 22.)

1910. Schaeffer (A.). Selection found in *Stentor cœruleus.* (*Journ. of exp. Zool.* Vol. VIII.)

1896. Schewiakoff (W.). Organisation et systématique d'*Infusoria Aspirotricha.* (*Mém. Acad. Sc. S. Pétersbourg.* T. IV.)

1903. Saint-Hilaire (K. K.). Unterschungen über den Stoffenwechsel in der Zelle und in der Gewebe. (*Tr. Soc. Nat. S. Pétersbourg.* Vol. XXXIV.)

1905. Statkewitsch. Zur Methodik der biol. Untersuchungen über den Protisten. (*Arch. f. Prot.* Bd. V, 1905.)

1909. Verworn. Allgemeine Physiologic.

1889. — Psychophysiologische Protistenstudien. Jena.

1908. Washburn (M.). The animal Mind.

1907. Zélény (F. P.). Contributions à l'étude des réactions du chien sur les excitations auditives. Thèse. S. Pétersbourg.

1901. Zilberberg et Zélény. De la chimiotaxie négative des leucocytes. (*Ann. Inst. Pasteur.*)

1878. Engelmann. Flimmer und Protoplasmabewegungen. Hermomi's Handb. d. Physiol. Bd. 1.

1894. Grunwood and Saunders. On the role of acid in protozoan digestion. Journ. of Physiol. 16.

1903. Metalnikoff. Ueber die intracellulare Verdaung. Bull. de l'Acad. S. Pétersbourg. T. 19.

EXPLICATION DES PLANCHES :

PLANCHE XXI

Situation des vacuoles digestives remplies d'albumine et d'aluminium aux différents moments pendant leur circulation à l'intérieur du corps de l'infusoire. Les points noirs représentent les vacuoles remplies d'aluminium, les points rouges indiquent la situation des vacuoles qui renferment de l'albumine.

PLANCHE XXII

A. Réactions des vacuoles digestives qui renferment de l'albumine et du Congoroth. La teinte bleu foncé indique la réaction acide, la teinte rouge la réaction alcaline.

B. Réaction des vacuoles digestives pendant la digestion des graisses; les vacuoles renferment en même temps du Congoroth.

C. Réaction des vacuoles digestives remplies de bactéries *Colli* et de Congoroth.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
5e Série, Tome IX, p. 501 à 667
10 Mars 1912

BIOSPEOLOGICA

XXIV (1)

ÉNUMÉRATION DES GROTTES VISITÉES

1909-1911

(QUATRIÈME SÉRIE)

PAR

R. JEANNEL ET E.-G. RACOVITZA

TABLE DES MATIÈRES

ALGÉRIE

Dép. d'Alger.

241. Ardjer-Idkhi 531
240. Ifri Bou Arab 529
238. — Bou Anou 527
236. — Khaloua 525
242. — Maareb 533
237. — Semedane 526
239. Rhar Yaanen 528
243c. Tessereft Agouni Tamkiet 539
243e. — Guiril 540
243b. — el Hadj-ou-Kaci 538
243d. — Lonadj Iouaranène 540
243a. — Tissoukdel 537

Dép. d'Oran.

227. Grotte des Beni Add 519
222. — du ravin de Bou Iacor 514
221. — de la quatrième source du ravin de Misserghin 510
— du Rocher du Fort romain 513
223. Puits artésiens de Brédéa 515

Terr. de Touggourt.

Aïn Chetma 665
358. — Mlili 664
357. — Oumach 664
— Tolga 665

ESPAGNE

Baleares.

302. Caverna de Belver 609

Prov. de Barcelona.

344. Avench Fout y Sagué 659
Cau de la Guilla (Bigas) 599
— de la Guilla (San Feliu) 599
Cova bonica 601
282. — de Capellades 593
291. — fosca de Gavá 600
292. — de la Fou Montaner 600
— fumada 599
281. — de San Miquel del Fay 593
— de Sau Sadurni 599

(1) Voir pour BIOSPEOLOGICA I à XXIII, ces ARCHIVES, tome VI, VII, VIII et IX de la 4e série et tome I, II, IV, V, VI, VII, VIII et IX de la 5e série.

Coves de Vallderos.............. 599
Cuevas de Peña blanca........... 601
Font d'Armenya.................. 601
303. La Falconera.................. 609

Prov. de Gerona.

280. Coves de Rialp.................. 592
Estanyols de Cendra............. 598
Grutes de les Estunes............. 598

Prov. de Huesca.

Part. de Benabarre.

Causse de San Salvador.......... 643
Cova de la Higuiera.............. 658
— del Techó.................. 658
— del Tomas.................. 659
343. — del Salaber 657
Cueva de Alins.................. 644
— de Beranuy................ 644
332. — Fornazos 643
331. — de San Salvador........... 642
330. Esplluga de las Tosas........... 641
Forat del Aire.................... 659
La Foradada..................... 644
La Foradada vieja................ 644

Part. de Boltaña.

Cueva de Ejea................... 649
337. — del Paco de Naya.......... 649
335. Cuevas de Buerba................ 645
— de Sarsa de Surta 649
334. Esplluga de Barrau............. 645
333. Forato de los Moros.............. 644
336. Forau de la Drolica.............. 647

Part. de Huesca.

Cueva de las Bachellas........... 650
339. — de Chaves................ 651
— sans nom du pic San Cosme. 654
Cuevas del Barranco de Mascun.... 650
— de la Sierra de Guara...... 654
340. Solencio de Bastaras............. 652
338. — de Morano 651

Part. de Tamarite.

Cueva de la Tenalleta............ 657
341. Grallera de Estadilla............. 654
342. Gruta de la Algarela............. 656

Prov. de Lerida.

Part. de Balaguer.

Avench de Fontdepou 582
— de San Jordi............. 588
Caran de Meya.................. 591
Cova del Arxipreste............. 581
— Bulxet. 587
— de Castells................ 581
— del Coll del Sastre.......... 588
— Colomera................. 582
Cova de Cucura.................. 582
— de l'Escaleta................. 587
— Falcilla 588
— de la Font de Meya.......... 591
275. — Fonda de Tragó.............. 583
— Foradada 587
279. — Fosca de Villanova.......... 591
— Gran 588
— del Grau.................... 587
276. — del Lladre.................. 585
— casa de Mansana............ 588
— de la Monja................ 587
— Negra de Ager.............. 582
274. — Negra de Tragó............. 582
— dels Sants.................. 581
277. — del Tabaco................. 585
Coves de Hostalet................ 592
— del Mont de Vi............. 584
— del Pas nou................ 592
— de San Lorenzo de Mongay... 588
Forat bufador de la Cova del Tabaco........................ 587
— bufador de San Jordi......... 588

Part. de Barbasto.

Cueva de la Reina Mora.......... 654

Part. de Tremp.

327. Cova fosca del San Gervas........ 638
278. — del Gel..................... 588
— Gran 640
272. — dels Muricets............... 577
328. — del Sanat.................. 638
271. — de Toralla.................. 576
— dels Tremolices............. 636
— del Wurp 638
Coves de Espluga de Serra........ 637
325. Esplluga Llorna.................. 635
Falaise du San Gervas............ 639
— et grottes de Serradell..... 575
270. Forat la Bou..................... 574
— de Costerolles............ 581
269. — Negre..................... 572
273. — del Or.................... 579
— Roig...................... 640
326. Lo Grallé........................ 637
329. Minas de Canal.................. 640

Part. de la Seo de Urgel.

Avench de Bexich................ 571
— de Cabana den Garoba.... 571
Cova d'Anes..................... 569
— de las Escaldas............ 569
266. — de la Fou de Bor.......... 567
268. — d'Ormini 571
267. — de Vinyoles............... 569
Font Bordonera.................. 572
— freda...................... 572
La Fou de Bor et ses évents....... 568

Prov. de Oviedo.

283. Cueva de Quintanal.............. 594
284. Première grotte de Mazaculos..... 595
285. Seconde grotte de Mazaculos...... 595

Prov. de Santander.

289. Cueva de las Aguas.............. 597
286. — de la Castañeda........... 596
287. — de Castillo 596
288. — de la Clotilde.............. 597

Prov. de Soria.

235. Cueva de Somaen..... 525

Prov. de Tarragona.

295. Cova gran de la Febró....... .. 603
296. — petita de la Febró....... . 605
298. — Fonda de Salomó.......... . 606
293. — d'en Merla................ 602
297. — del Montsant................ 605
294. — del Papiol.................. 603
Coves de la Pedrera.............. 607

FRANCE

Dép. de l'Ain.

301. Grotte de Charabotte............. 608
300. — du Pic sous Songieu........ 608
299. — de Préoux................. 607
231. Puit du Jardin Bignon............ 523

Dép. des Basses-Alpes.

321. Grotte de Cousson................ 632
352. Pertuis de Méailles............... 662
353. Trou du Bœuf.................... 662
354. — Madame 663

Dép. des Hautes-Alpes.

307. Grotte du Pont-la-Dame.......... 613

Dép. des Alpes-Maritimes.

Aven du Col de Moulinet.......... 632
346. — le Garagaï 659
351. Baoumo dou Cat.................. 661
345. Baume Granet.................... 659
347. — Mayol 660
349. — obscure de St-Vallier...... 661
319. Grotte d'Albarea.................. 629
348. — D du Baou des Blancs..... 660
— des Barbés................. 632
350. — des deux Goules 661
320. Perthus del Drac................. 630

Dép. de l'Ardèche.

356. Grotte de Baumefort 663

Dép. de l'Ariège.

305. Grotte de Fontanet.............. 611
228. — de Liqué 521
229. Petite grotte de Liqué............ 522
230. Seconde petite grotte de Liqué..... 522
304. Grotte de Sainte-Hélène........ . 610

Dép. de l'Aude.

Aven du Bois de la Pinède........ 567
— du Pla del Val............ . 567
Barrene de la Pépinière........... 545
Grotte du Pla del Val............ 567
265. Grotte de las Tours.............. 566
Source sur le bord de la Berre..... 567

Dép. des Bouches-du-Rhône.

355. Baume Roland.................... 663

Dép. de la Dordogne.

290. Grotte des Combarelles........... 597

Dép. de la Drôme.

308. Grotte d'Archianes................ 615
317. — du Brudour................ 625
314. — de Ferrières.............. 622
316. — de la Luire 624
318. — de Mollans............... 627
315. — des Rochers Martel....... 623
309. — de Saint-Nazaire-en-Royans. 616

Dép. du Gard.

322. Souterrains de la Citadelle de Pont-Saint-Esprit................... 632

Dép. de la Haute-Garonne.

246. Goueil di Her.................... 545
248. Grotte de Baeuran............... 546
247. — de Gourgue............... 546

Dép. de l'Isère.

312. Grotte supérieure de Bournillon.... 619
311. — de Coufin 619
313. — Favot 620
310. — de Gournier............... 618
— de Pré-Martin............ 622
Grottes de la vallée de la Bourne... 621

Dép. des Basses-Pyrénées.

250. Grotte de Betharram............ 548

Dép. des Hautes-Pyrénées.

251. Grotte des Aigues de Melat........ 553
— d'Artalens-Souin 548
259. — d'Asque 561
253. — du Bedat.................. 555
258. — de Campan................ 560

254. Grotte de Castel Mouly 557
— de l'Elysée-Cottin......... 558
252. — de la Escala.............. 554
257. — de Gerde.................. 559
256. — des Judeous............... 558
260. Grande grotte de Labastide....... 561
261. Petite grotte de Labastide........ 563
249. Grotte du Loup................... 547
255. — du Tuco................... 558
Ruisseau de l'Aspugue............ 563
Sources de Melat................. 553

Dép. des Pyrénées-Orientales.

234. Barranc du Pla de Perillos........ 524
Barrenc des Gayrottes............ 544
245. — d'al Coll de Sant Lluis... 543
263. Caouno Claro.................... 565
262. — Lloubrego 563
264. — del Roc Paradet............. 565
323. Grotte d'en Brixot 633
— à l'Ouest du Roc Paradet.. 566
324. — Sainte Marie 634
233. — de Sirach................. 524
232. — de Velmanya............. 523
244. — des Voleurs 542

Dép. de la Seine.

306. Catacombes de Bicêtre........... 612

MAROC

Beni-Snassen.

226. Avens du djebel Tazouta 518
225. Ifri Bou-Rezg.................... 518
224. — el Kef....................... 516

INTRODUCTION

Les intéressés trouveront dans les introductions des trois séries précédentes un exposé du but que nous poursuivons par la publication de ces « Enumérations », des détails sur les considérations diverses qui ont présidé à leur rédaction et un relevé de leurs perfectionnements successifs. Nous nous bornerons ici à mentionner les quelques nouvelles modifications que nous avons été amené à adopter.

Dans notre intention première, une table générale des grottes décrites ou citées devait être publiée toutes les cinq séries d'« Enumérations ». Cette table sera publiée, car elle est indispensable vu le nombre et la dispersion géographique de nos grottes. Mais pour répondre à la demande, fort légitime, d'un certain nombre de confrères, chaque « Enumération » sera pourvue dorénavant de sa table spéciale (1).

Pour définir les conditions d'existence dans les différentes grottes, nous donnons aussi la température de leur atmosphère et de leurs eaux ; nous allons ajouter dorénavant une autre

(1) Jusqu'à la publication de la « Table générale » on pourra utilement consulter les Index des tomes I et II de BIOSPEOLOGICA : R. JEANNEL. Index alphabétique et analytique de Biospeologica, tome I. *Idem* tome II (Paris, A. Schulz, 3 place de la Sorbonne, 2 brochures à 9 francs chacune).

donnée très importante : l'humidité relative. Nous comptons d'ailleurs traiter la question de ce facteur œcologique dans un mémoire spécial, en préparation.

Nous avions négligé les Cheiroptères dans nos explorations précédentes, mais, réflexion faite, nous nous sommes rendu compte que nous avions tort d'agir ainsi. Ayant, plus que d'autres, de bonnes occasions de les capturer, une collection systématique de ces intéressants Mammifères s'imposait. D'autre part, leurs parasites méritent également de nouvelles recherches. Nous avons donc annexé à notre outillage tout ce qu'il faut pour capturer et conserver les Chauves-Souris. Comme souvent des espèces différentes vivent mélangées dans la même grotte, chaque Chauve-Souris est enfermée isolément dans un sac et examinée ensuite au point de vue des parasites qu'elle héberge. Cette méthode, qui prend, il est vrai, beaucoup de temps et demande beaucoup de soins, aura pour résultat de fournir des précisions indiscutables sur la spécificité ou la non spécificité de ces parasites ; elle permet, de plus, de capturer les parasites très mobiles qui quittent leurs hôtes dès qu'un danger les menace.

D'autre part, la nécessité de fixations spéciales s'impose pour certains groupes. Nous nous sommes proposé aussi de fournir à des collaborateurs spécialistes du matériel pour l'étude de la parasitologie des Cavernicoles, ce qui demande des manipulations sur place et des soins particuliers.

Il est résulté de tout ceci une complication très grande de notre équipement spéologique et une aggravation des difficultés pour ainsi dire normales qui gênent l'exploration des grottes. Que nos confrères veuillent bien tenir compte de ces considérations, et incliner à l'indulgence quand ils jugeront notre activité spéologique et les résultats obtenus !

Il nous reste à profiter de l'occasion pour rectifier une erreur que nous avons commise à propos de Diptères.

Notre distingué collaborateur Bezzi (1911, p. 41), dans le mémoire consacré aux Diptères de nos collections, s'étonnait de ne pas avoir trouvé de Culicides dans le matériel qui lui fut

remis, malgré les mentions fréquentes de « Moustiques » dans les descriptions de grottes publiées dans nos « Enumerations ». Dans une note placée au bas de la page 41 nous nous expliquons à ce sujet de la façon suivante.

Nous avons vu des « Culicides » dans presque toutes les grottes, mais nous ne les avons pas collectionnés, nous bornant à les citer seulement quand ils étaient particulièrement abondants. Ces Diptères se tiennent à l'entrée des grottes ; ceux qui s'égarent vers le fond paraissent engourdis et destinés à une perte certaine. Par leur présence très fréquente, sinon constante, et en grand nombre, ils constituent un appoint notable de nourriture pour les Troglobies. Nous n'avons jamais rencontré leurs larves dans les eaux souterraines.

Ces observations sont exactes mais elles ne s'appliquent pas aux « Culicides ».

Trompés par l'aspect extérieur, par l'attitude au repos et par le son produit en volant, nous avons considéré ces Némocères comme étant des Moustiques sans prendre l'utile précaution de les regarder de plus près. Ce fut là un grand tort ! Nous nous sommes en effet convaincu, en examinant les « Moustiques » trouvés dans les grottes explorées depuis la publication de la note, que c'étaient non des Culicides mais des Némocères non piqueurs, des Lycoriides (Sciarides). Chaque fois que dans nos « Enumérations » précédentes nous parlons de « Moustiques » il faut lire : Lycoriides. Il n'est donc pas étonnant que nous n'ayons pas trouvé de larves de Culicides dans les eaux souterraines, puisque les Culicides ne rentrent pas dans les grottes. Les Lycoriides pondent sur les matières végétales en putréfaction, ce qui explique l'attrait qu'ils manifestent pour les grottes ; ils doivent venir y pondre et y mourir ensuite au grand profit des Troglobie.

L'éthologie de tous ces Némocères soulèvent des problèmes sur lesquels nous reviendrons à une autre occasion.

Cette quatrième série de nos « Enumérations » contient les

numéros 221 à 358, c'est-à-dire 141 grottes en comptant séparément les cinq « Tessereft » qui sont compris sous un seul numéro. De ces grottes 18 ont été déjà citées ou décrites dans les séries précédentes, mais 123 sont mentionnées ici pour la première fois.

Nous avons personnellement exploré 90 ; les matériaux des 51 autres nous ont été donnés par d'obligeants confrères et amis qui seront cités plus loin.

Plusieurs (10) de ces grottes ont été visitées à deux (8) ou trois (2) reprises. Il en résulte que 153 explorations ont été effectuées et dans ce chiffre les visites faites plusieurs fois de suite dans la même caverne ne comptent que pour une. Le matériel recueilli et trié par spécialistes, nous a fourni 959 tubes contenant les représentants de 35 groupes pour la plupart déjà à l'étude. A ce matériel il faut ajouter 58 Chauves-Souris.

Au point de vue géographique nos 141 grottes se répartissent de la façon suivante :

Algérie. — Départements : Alger (12 grottes), Oran (4) ; territoire de Touggourt (2) ; en tout 18.

Espagne. — Provinces : Baleares (1), Barcelona (6), Gerona (1), Huesca (14), Lerida (19), Oviedo (3), Santander (4), Soria(1), Tarragona (6) ; en tout 55.

France. — Départements : Ain (4), Basses-Alpes (4), Hautes-Alpes (1), Alpes-Maritimes (9), Ardèche (1), Ariège (5), Aude (1), Bouches-du-Rhône (1), Dordogne (1), Drôme (7), Gard (1), Haute-Garonne (3), Isère (4), Basses-Pyrénées (1), Hautes-Pyrénées (12), Pyrénées-Orientales (10), Seine (1) ; en tout 66.

Maroc. — Beni Snassen (2).

C'est encore sur la région pyrénéenne qu'a porté notre effort, mais le but que nous nous étions proposé : l'exploration de toute cette région naturelle, n'est pas encore atteint. Il nous reste encore quelques grosses lacunes à combler, principalement sur le versant espagnol. Nous espérons effectuer ce travail pour la cinquième série de nos « Enumérations ».

Les quelques explorations faites dans le Sud de la Catalogne nous ont révélé l'existence d'une région faunique nouvelle, très différente de celle des Pyrénées.

Nous avons gardé pour la fin l'accomplissement d'un agréable devoir : remercier tous ceux qui nous ont aidé dans notre tâche soit en nous donnant du matériel cavernicole, ou bien en nous aidant à le recueillir, soit en nous fournissant des renseignements utiles. Et ces obligeants collaborateurs sont fort nombreux ! C'est avec une profonde satisfaction que nous le faisons remarquer, car cela démontre que les recherches biospéologique inspirent l'intérêt qu'elles méritent et que nous pouvons étayer l'avenir de notre entreprise scientifique sur un fond solide de sympathies.

Notre collègue de la Société entomologique, M. E. de Bergevin, a exploré, sur notre prière, la source d'Oumach (nº 357), près Biskra. Nous tenons à le remercier pour le temps sacrifié et les fatigues endurées pour nous rendre obligeamment service.

M. R. de Borde peut être assuré de notre reconnaissance pour le don précieux qu'il nous a fait. Le matériel qu'il a récolté dans 13 grottes (nos 299 à 301 et 345 à 354), la plupart non encore citées dans nos listes, est venu enrichir nos collections.

Cette « Enumération », comme la précédente, a largement profité du concours dévoué de M. le Professeur H. Breuil. Neuf grottes (nos 235 et 283 à 290) dont huit espagnoles sont décrites plus loin sous sa signature, et un matériel soigneusement recueilli et très intéressant est venu accroître nos richesses.

M. le Professeur B. H. Buxton a droit à notre gratitude pour les recherches efficaces qu'il a effectué à notre intention aux environs de Biskra, dans les sources (nos 357 et 358) qui jaillissent du calcaire. On trouvera plus loin un intéressant résumé de ses recherches.

Notre intrépide collègue catalan, M. Faura y Sans, nous a confié le précieux matériel qu'il a recueilli dans plusieurs grottes (nos 280 à 282, 303 et 344). Il nous a donné aussi un résumé

des descriptions plus détaillées qu'il compte publier sur ces explorations. Nous le remercions vivement pour sa générosité.

Les travaux de M. P. de Peyerimhoff sur les Coléoptères cavernicoles du Djurdjura ont éveillé un vif intérêt parmi les entomologistes ; des types nouveaux et curieux furent successivement découverts dans ce massif, et l'inlassable activité de Peyerimhoff nous promet de nouvelles surprises. Or notre collaborateur et ami nous fait don de tous les animaux recueillis dans ses explorations (N°s 236 à 242 et 243 *a* à *e*). Il a rédigé de plus, pour ces « Enumérations », une description détaillée des grottes, suivie d'un intéressant mémoire sur les « Tessereft », faciès karstique, peu connu encore, dont la faune très spéciale a d'étroites affinités avec la faune cavernicole. Nous saisissons avec empressement l'occasion qui nous est offerte pour lui exprimer notre gratitude.

Egalement, pour don de matériel cavernicole, nous prions MM. P. de Beauchamp (N° 231), Prof. O. de Buen (N° 302), C. Fagniez (N° 321 et 355), Commandant Magdelaine (N° 322 et 356) et Dr M. Royer (N° 306), d'agréer nos vifs remerciements.

Dans nos courses biospéologiques nous avons souvent déploré la lenteur et l'incommodité des moyens de déplacements dont nous pouvions disposer ; l'automobile nous paraissait le moyen idéal pour diminuer le temps improductif du simple voyage au profit du temps consacré aux recherches dans les grottes.

Nous devons vivement remercier M. et Mme Ch. Alluaud (N°s 234 et 246 à 261) et M. Ch. Fagniez (N°s 307 à 318, 323 et 324), de nous avoir permis d'expérimenter ce moderne mécanisme. Avec leur automobile nous avons parcouru des centaines de kilomètres dans les Pyrénées et les Alpes, et fait des campagnes fructueuses. Amadoués par les résultats obtenus grâce aux belles et nombreuses routes de France, nous avons essayé de faire du « spéoautomobilisme » en Espagne. Hélas ! le résultat fut des plus médiocres et nous conseillons à nos confrères de ne pas renouveler l'expérience.

Nous adressons l'expression de notre gratitude aux personnes suivantes qui nous ont accompagné dans nos explorations et nous ont aidé à recueillir du matériel cavernicole : M. et Mme Ch. Alluaud (Grottes N°s 234 et 246 à 261), MM. A. Argod-Vallon (318, 323 et 324), Baquier (244, 245, 262 à 264), Dr Cadéac (248), A. Fabre (244, 245, 262 à 264), Fage (323 et 324), Ch. Fagniez (307 à 318, 323 et 324), M. Faura y Sans (268 à 271), Hennebert (310 et 311), M. Le Boul (224 à 226), Mengel (267), P. de Peyerimhoff (224 à 227), H. Point (224 à 226), Ceferino Rocafort (269 et 270), Serulaz (323 et 324), Dr Simon (248), A. Ziegler (252).

Nous tenons à remercier également M. L. Briet qui nous a fourni de précieux renseignements sur les grottes de l'Aragon, M. M. Faura y Sans qui fit de même pour les grottes de Catalogne, M. le Colonel Frère qui nous signala la Grotte de Portel (265), M. C. Rocafort qui nous donna d'utiles précisions sur les grottes de la province de Lerida, MM. L. Ross et A. Ziegler qui nous facilitèrent l'exploration des Grottes de Betharram, et MM. E. Gistau Casbas, vice-président de « la deputacion provincial » de Huesca et Juan Echevarria, juge d'instruction, dont l'aimable accueil à Boltaña restera un des épisodes les plus agréables de notre voyage en Espagne.

221. Grotte de la quatrième source du Ravin de Misserghin.

Située à peu de distance en amont du moulin Saint-Joseph, sur la rive gauche du Ravin de Misserghin, dans la commune de Misserghin, département d'Oran, Algérie. — *Altitude :* 275 m. env. — *Roche :* Calcaires.

Date : 17 novembre 1909. — *Matériaux :* Coléoptères, Diptères, Pupipares, Collemboles, Thysanoures, Myriapodes, Aranéides, Acariens, Isopodes, Amphipodes, Planaires. — *Numéro :* **329**.

Date : 17 décembre 1910. — *Matériaux :* Cheiroptères, Isopodes. Parasites des Cheiroptères : Pupipares sur les Chei-

roptères n° 414 *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, et *g* ; Acariens sur les Cheiroptères n° 414 *e* et *f*. — *Numéro :* **414**.

Cette grotte s'ouvre à 4 km. 500 de Misserghin, en amont du moulin Saint-Joseph, au point marqué « source » sur la carte de l'Algérie au 1 : 50.000e (feuille 153, Oran). Elle comprend 1250 m. de galeries, en grande partie creusées de mains d'homme et constituant une des captations d'eau d'alimentation de la ville de Misserghin. Je lui conserve le nom qu'elle porte sur le plan cadastral et sur les cartes du service des Eaux.

Il existe deux galeries bien distinctes qui sont :

1° une ancienne galerie sinueuse, longue de 950 m., creusée par élargissement du cours souterrain d'un ruisseau ; 2° une nouvelle galerie, rectiligne, creusée en 1889 et reliant directement avec l'extérieur la partie la plus reculée de l'ancienne galerie. C'est par cette nouvelle galerie, longue de 300 m., que les eaux sont actuellement captées dans une rigole cimentée, l'ancienne galerie étant effrondrée en plusieurs endroits.

1° Ancienne galerie. — L'entrée de cette partie de la caverne s'est éboulée et transformée en un petit aven sec et poussiéreux, dans lequel une dizaine de vipères avaient élu domicile en décembre 1910, rendant l'accès plutôt dangereux, Au delà de l'aven une porte donne accès à la galerie, qui comprend dans son ensemble deux parties. La première a 150 m. de long ; c'est celle que j'ai visitée. Elle est orientée du sud au nord et se termine à deux petites chambres naturelles. Au delà s'étend la deuxième partie, orientée de l'est à l'ouest ; mais celle-ci est presque entièrement éboulée, dangereuse et à peu près impraticable. Elle se termine à une chute d'eau où aboutit directement la nouvelle galerie.

Dans la première partie de la galerie le sol est jonché de guano et un ruisseau coule lentement dans un lit naturel. Au fond des 150 m., on voit le ruisseau venir d'un couloir à gauche et on passe à droite dans les deux petites salles naturelles, où on

trouve de grandes masses de guano et un bassin d'eau profonde de 30 à 50 centimètres ; sa température est plus chaude que celle de l'eau du ruisseau. L'origine du ruisseau, comme d'ailleurs celle de l'eau du bassin se perd sous les éboulis. La température de l'air dans cette partie de la grotte est de 18° C dans la galerie, 19° C dans les salles.

2° Nouvelle galerie. — L'entrée de celle-ci se trouve à 200 m. environ en amont de l'entrée de l'ancienne galerie. Elle est fermée par une porte de fer. Dès que celle-ci est ouverte, on est frappé du courant d'air violent et chaud (21° C) qui sort de la galerie. La température augmente d'ailleurs au fur et à mesure qu'on s'avance et atteint 22°5 C au fond. Cette nouvelle galerie est rectiligne ; son sol est occupé par une rigole cimentée où l'eau coule avec une grande vitesse. Au bout de 300 m. on atteint une chute d'eau qui se trouve à l'origine de l'ancienne galerie et au delà de laquelle il est impossible de passer. La température de l'eau de cette chute, ainsi que celle de l'eau de la rigole est de 20°2 C, c'est-à-dire la même que celle du bassin que nous avons trouvé dans une salle de l'ancienne galerie.

Les températures observées le 17 novembre 1909 peuvent donc se récapituler par le tableau suivant :

	AIR.	EAU.
Première partie de l'ancienne galerie...	18° C	17°5 C
Salle naturelle de l'ancienne galerie....	19° C	20°2 C
Nouvelle galerie, au fond.............	22°5 C	20°2 C
— à l'entrée...........	21° C	20°2 C

Ces différences doivent être interprétées de la façon suivante :

Une arrivée d'eau chaude en arrière de la cascade est cause du courant d'air chaud et de l'anormale élévation de température de l'air dans les galeries.

C'est la même eau à 20° 2 C de la cascade qui réapparaît par-dessous les éboulis de l'ancienne galerie dans le bassin de

la petite salle, tandis que l'eau du ruisseau de la première partie de cette ancienne galerie a certainement une origine distincte et n'est vraisemblablement que de l'eau d'infiltration. D'ailleurs nous allons voir que l'eau de ce ruisseau et celle du bassin renferment deux faunes distinctes.

Faune. — Dans la première partie de l'ancienne galerie, fréquentée par de nombreuses Chauve-Souris, se trouve la riche faune caractéristique des grottes à guano d'Algérie. Les Coléoptères (*Tachys*, *Anchomenus*, *Medon*, *Conurus*, *Habrocerus*), les Diptères, Collemboles, Thysanoures (*Campodea*), Myriapodes (*Polydesmus*) y abondent et les grandes accumulations de guano qui se trouvent dans les salles sont littéralement recouvertes de millions de petits Anurides blancs. Quelques Trichoniscides et des *Polydesmus* enfin ont été recueillis sur des débris de bois.

Le ruisseau qui coule dans la première partie de l'ancienne galerie ne renferme qu'une faune lucicole ; ce sont de nombreux Amphipodes (*Gammarus*) et des Hirudinés. Quant au bassin d'eau de la petite salle, appartenant, comme nous l'avons vu, à un système hydrographique différent et beaucoup plus considérable, il m'a fourni de véritables Cavernicoles ; une nasse calée pendant une heure a remonté en effet un certain nombre de Cirolanides très grêles et de petite taille (*Typhlocirolana Gurney* Racov.).

Dans la nouvelle galerie la faune est bien moins riche en raison du violent courant d'air et de la vitesse d'écoulement des eaux. Ici pas d'animaux aquatiques, mais seulement quelques animaux terrestres (*Tachys*, *Trichoniscus*, *Polydesmus*) sur de vieilles planches pourries près du fond de la galerie.

Les grottes du Rocher du Fort romain, situées dans le haut du ravin de Misserghin, ne seraient que de simples abris sous roches, d'après les renseignements que m'a fournis le garde des eaux de Misserghin.

Jeannel.

222. Grotte du Ravin de Bou Iacor.

Située près de la ferme de Rejor, dans la commune de Bou Tlelis, canton de Lourmel, département d'Oran, Algérie. — *Altitude :* 120 m. environ. — *Roche :* Calcaire.

Date : 21 novembre 1909. — *Matériaux :* Isopodes, Amphipodes. — *Numéro :* 330.

Date : 16 décembre 1910. — *Matériaux :* Cheiroptères, Copéognathes, Isopodes. Parasites de Chéiroptères : Pupipares sur le Cheiroptère n° 415 *a*. — *Numéro :* 415.

En face de la ferme de Rejor et à cinquante mètres environ de la route d'Oran à Aïn-Temouchent, se trouve une ancienne carrière autour de laquelle s'ouvrent plusieurs grottes.

A droite de la carrière, et en avant d'elle, une ouverture donne accès à une salle de plein-pied mesurant une vingtaine de mètre dans tous les sens, où les berges abritent leur bétail. La lumière du jour pénètre jusqu'au fond, les parois sont absolument sèches quoique stalagmitées et les seuls animaux que j'y ai recueillis sont quelques Copéognathes.

Au-dessus de la carrière et à droite se trouvent quelques dolines et deux orifices d'aven. Ceux-ci donnent accès à une étroite fente stalagmitée qui plonge presque à pic vers l'est pendant une trentaine de mètres jusqu'à une nappe d'eau qu'on peut atteindre en deux endroits. Les stalactites abondent dans toute cette fente, rendant la descente facile. Mais les parois sont très sèches, un violent courant d'air froid tombe du dehors dans la grotte en hiver et la lumière du jour arrive faiblement jusqu'à l'eau.

Dans l'eau, dont la température est de 21°5 C, il n'y a pas de courant visible, sauf que les parcelles de calcite flottant sur l'eau se ramassent vers le sud. La profondeur dépasse 1 m. en certains endroits.

Sur les stalactites sèches se tiennent des Copéognathes ; les Chauve-Souris fréquentent la grotte en tous temps, mais en

novembre 1909, elles se tenaient dans une petite salle inaccessible au delà de la nappe d'eau; en décembre 1910, on les trouvait dans la grotte même.

Dans l'eau, les nasses ont ramené une faune assez variée :

En novembre 1909, j'ai recueilli un seul *Niphargus* et une trentaine d'exemplaires d'un Cirolanide cavernicole de grande taille (*Typhlocirolana Buxtoni* RACOV.) différent de celui trouvé dans la quatrième source du Ravin de Misserghin.

En décembre 1910, je n'ai pu, malgré des visites répétées, capturer aucun *Niphargus,* mais j'ai recueilli encore de nombreux Cirolanides de grande taille et un exemplaire de petite taille appartenant à l'espèce de la grotte de Misserghin (*T. Gurney* RACOV.).

Cette curieuse distribution de ces deux espèces bien distinctes, appartenant toutes deux au genre *Typhlocirolana*, demande à être expliquée et fera d'ailleurs l'objet d'une nouvelle visite à Bou-Iacor. Le grand *Typhlocirolana* (*T. Buxtoni*) de Bou-Iacor en effet est identique à celui que j'ai trouvé non loin de là dans les puits artésiens de Brédéa, dont les eaux, élevées par de puissantes machines, sont dirigées sur Oran par un canal couvert passant à peu de distance au-dessus de la grotte de Bou-Iacor. Je me demande donc si le *Typhlocirolana* de petite taille (*T. Gurney*) n'est pas l'espèce particulière aux grottes de Misserghin et de Bou-Iacor et si l'espèce de grande taille, venue des eaux artésiennes dans la grotte de Bou-Iacor par les infiltrations du canal, n'est pas en train dans cette grotte d'exterminer l'ancienne faune !

JEANNEL.

223. Puits artésiens de Brédéa.

Situés dans l'établissement de la Société des Eaux de Brédéa, à Brédéa, commune de Bou Tlélis, canton de Lourmel, département d'Oran, Algérie. — *Altitude :* 110 m. env. — *Roche :* Calcaire. — *Date :* 20 et 21 novembre 1909.

Matériaux : Isopodes. — *Numéro :* 331.

Il existe de nombreux forages dans le parc de la Société des Eaux de Brédéa, mais j'ai trouvé tous les tubes obstrués à 3 ou 4 m. par des pierres et des débris végétaux au travers desquels jaillit la colonne d'eau. Je n'ai donc pas pu descendre d'engins dans la nappe phréatique qui se trouve, paraît-il, à 23 m. de profondeur.

Cependant, une balance pouvant passer dans le calibre des tubes métalliques des forages, je l'ai placée à 4 m. de profondeur à l'endroit obstrué et je l'ai remontée une heure après contenant quelques exemplaires du même *Typhlocirolana* de grande taille trouvé dans la grotte du ravin de Bou-Iacor (*T. Buxtoni* RACOV.).

Une nasse placée dans un bassin de décantation obscur n'a rien pris.

Je n'ai rien recueilli non plus dans les puits de la ferme Businet, à Brédéa, ni dans ceux de la ferme Houdou, à Bou-Iacor, puits qui renferment de l'eau saumâtre provenant des infiltrations de la sebka de Misserghin.

JEANNEL.

224. Ifri el Kef.

Situé aux environs d'Aïn-Sfa, dans le massif des Beni-Snassen, Maroc. — *Altitude :* 650 m. env. — *Roche :* Calcaire. — *Date :* 27 et 28 novembre 1909.

Matériaux : Aranéides, Gastéropodes, Planaires. — *Numéro :* 332.

J'ai visité cette grotte et les deux suivantes en compagnie de MM. H. Point, lieutenant au 2e tirailleur et commandant le poste d'Aïn-Sfa, P. de Peyerimhoff et M. Le Boul. C'est grâce à l'aimable hospitalité et à l'aide efficace de M. Point que nous avons pu, M. P. de Peyerimhoff, M. Le Boul et moi-même, séjourner pendant cinq jours dans le massif des Beni-Snassem et c'est pour nous un agréable devoir de lui en adresser ici tous nos remerciements.

L'Ifri el Kef s'ouvre à 4 km. d'Aïn-Sfa, sur la rive gauche de l'Oued Cefrou, au-dessus d'une importante source dite « Aïn Cefrou ». En quittant Aïn-Sfa, on se dirige au nord, vers un col où se trouve un village kabyle environné d'une véritable forêt d'*Opuntia*, faisant tache verte et donnant de loin l'illusion d'un pré. Après avoir franchi ce col, situé à l'ouest du djebel Tazouta (1), on tombe dans la vallée de l'oued Cefrou que l'on remonte pendant 1.500 m. au milieu de villages entourés d'*Opuntia* jusqu'à l'aïn Cefrou. Cette grosse source se trouve sur la rive gauche à l'endroit le plus peuplé de la vallée ; elle débite par plusieurs griffons et sa température est de 19° C.

L'Ifri el Kef s'ouvre à 4 ou 5 m. au-dessus de l'aïn Cefrou par un vaste portail ogival, haut de 3 m., large de 2 m. Au devant descend un thalweg à sec, mais l'eau doit déborder par l'entrée de l'ifri en temps de crue.

En pénétrant dans la grotte, en effet, on accède à une vaste galerie que l'on trouve occupée par une nappe d'eau profonde à 20 m. de l'entrée. Les températures sont pour l'air : 18°5 C, pour l'eau 19° C. Le courant dans la nappe d'eau est assez rapide et on voit l'eau s'écouler par plusieurs orifices dans les parois et de là passer évidemment dans l'aïn Cefrou.

Le bateau Montjardet m'a permis de constater que la galerie qui paraissait tourner vers la gauche au bout de 40 m. était fermée par une voûte mouillante. Il paraît qu'en été les eaux baissent suffisamment pour permettre le passage sous cette voûte et qu'il est possible de parcourir environ 200 m. de rivière souterraine. La profondeur de l'eau est de 2 m. environ dans la partie que j'ai reconnue.

La pauvreté de la faune de l'Ifri el Kef a été pour nous une désillusion. Il n'existe pas de faune terrestre véritable, sauf quelques grands Aranéides lucifuges, près de l'entrée. Des

(1) Le relief entre Aïn-Sfa et le Ras Four'hal est indiqué de façon très inexacte sur les cartes à 1: 200.000e et à 1: 100.000e, seules existantes en 1909. Il existe actuellement une carte à 1 : 50.000e, infiniment meilleure.

nasses laissées pendant 24 heures dans l'eau de la rivière souterraine n'ont remonté que quelques Gastéropodes et des Planaires identiques à ceux que j'ai pu récolter dans les eaux extérieures de l'aïn Cefrou. De nombreux barbeaux remontent par l'aïn Cefrou jusque dans les parties les plus obscures de l'Ifri el Kef.

JEANNEL.

225. Ifri bou Rezg.

Situé tout près du précédent, dans les environs d'Aïn-Sfa, massif des Beni-Snassen, Maroc. — *Altitude :* 650 m. env. — *Roche :* Calcaire. — *Date :* 27 novembre 1909.

Matériaux : Aranéides, Acariens. — *Numéro :* 333.

Cette grotte s'ouvre sur la rive droite de l'oued Cefrou, un peu en aval de l'Aïn Cefrou, au niveau du gué que traverse le chemin. L'entrée ogivale, haute de 3 m. env. se trouve à 5 m. au-dessus du lit de l'oued. La grotte comprend d'abord un couloir ascendant, long de 10 m., large de 2 m., régulier, à parois polies et dont le sol est formé de galets cimentés dans la stalagmite de façon à former un véritable poudingue. Ce couloir est clair et absolument sec. Au fond et à gauche s'ouvre une petite chambre obscure large de 6 à 7 m., dont le sol est recouvert de pierres et où il existe quelques suintements.

Cette petite grotte ne m'a fourni qu'une faune très pauvre. Quelques Acariens se tenaient sur des débris végétaux et j'ai recueilli un certain nombre d'Aranéides dans les parties les plus humides de la chambre obscure.

JEANNEL.

226. Avens du djebel Tazouta.

Situés près d'Aïn-Sfa, dans le massif des Beni-Snass Maroc. — *Altitude :* 900 m. env. — *Roche :* Calcaire. — *Date :* 26 novembre 1909.

Le djebel Tazouta est la montagne qui se trouve au nord du camp d'Aïn-Sfa, à l'est du col qui conduit dans la vallée de l'oued Cefrou. Sa situation est inexacte sur les cartes à 1 : 100.000e.

Sur la crête du djebel Tazouta il existe deux avens jalonnant une longue diaclase. Le plus grand se trouve à l'ouest et se nomme « Ifri el Bir » ; il a 30 m. de profondeur. Le second, à l'est, est l' « Ifri el Abada » ; on descend à 2 m. 50 de profondeur dans un petit couloir qui plonge dans la diaclase jusqu'à un puits de 10 m. de profondeur environ, absolument obscur. Sans agrès, nous n'avons pu descendre dans aucun des deux avens qui restent donc à explorer.

JEANNEL.

227. Grotte des Beni Add.

Situé dans le douar des Beni Add, sur la commune mixte d'Aïn Fezza, canton de Tlemcen, département d'Oran, Algérie. — *Altitude :* 1100 à 1150 m. — *Roche :* Calcaire. — *Date :* 2 décembre 1909.

Matériaux. (Sous les pierres du vestibule) : Coléoptères, Diptères, Myriapodes, Aranéides, Isopodes, Oligochètes. — *Numéro :* **334** *a.*

Matériaux. (Dans le guano du vestibule) : Coléoptères, Acariens. — *Numéro :* **334** *b.*

Matériaux (Au fond de la grotte) : Diptères, Collemboles, Thysanoures, Myriapodes, Chernètes, Acariens, Isopodes, Oligochètes. — *Numéro :* **334** *c.*

Cette grande caverne, que j'ai visitée avec M. P. de Peyerimhoff, est encore connue sous les noms de « Rhar Beni Add », « Rhar Frin Belkheir », « Rhar Ifri », « grotte d'Aïn Fezza ». Elle s'ouvre à 5 km. au sud d'Aïn Fezza, dans le douar des Beni-Add, sur la crête même du djebel Hanif. C'est une vaste poche de dissolution sous la surface d'un causse recouvert de

lapiaz et qui ne devait avoir primitivement aucune issue à l'extérieur. Son plafond n'a que quelques mètres d'épaisseur et c'est à la suite de l'effrondrement d'une partie de la voûte que la grotte s'est ouverte. Au devant de l'entrée s'étend une large doline correspondant à la région effondrée et on pénètre par une cassure des bancs calcaires.

Cette entrée est étroite et donne accès à une pente d'éboulis d'une dizaine de mètres de hauteur qui permet de descendre dans une salle de proportions grandioses, renfermant de magnifiques piliers stalagmitiques. Toute la caverne en effet n'est constituée en réalité que par une seule salle longue de 200 m., large de 60 à 80 m. environ, mais subdivisée en nombreuses chambres irrégulières par une multitude de piliers et de rideaux stalagmitiques, au milieu desquels il est très facile de s'égarer. Je n'entrerai pas ici dans la description de ces chambres, toutes fort belles et dont les touristes ne visitent qu'une faible partie.

Le sol et les parois sont malheureusement noircis par la fumée des torches de Diss portées par les caravanes d'Arabes qui accompagnent les touristes. La lumière du jour ne pénètre qu'à une cinquantaine de mètres à l'entrée, dans la première salle. L'humidité est considérable partout ; le sol de toute la caverne est détrempé, argileux et jonché de débris de Diss brûlé ; le vestibule contient une grande quantité de guano de Palombes. Dans les salles obscures se trouvent d'admirables coulées de stalagmite humide et plusieurs grands bassins ou gours pleins d'eau. Les conditions d'existence sont donc particulièrement favorables, aussi est-ce partout un véritable grouillement d'animaux. D'ailleurs, la faune de cette grotte n'est pas seulement riche en individus, mais aussi en espèces et j'ai pu, à première vue, reconnaître 35 espèces animales différentes !

On peut distinguer dans cette caverne trois zones fauniques distinctes :

C'est d'abord la zone éclairée par la lumière du jour. Les

animaux y pullulent sous les pierres, dans le Diss brûlé et dans le guano de Palombes. Ce sont : des Coléoptères (*Laemostenus fezzensis* Bonn., *Trechus rufulus* Dej., à l'état de larve, nymphe et imago, *Habrocerus capillaricornis* Grav., *Medon rufiventris* Nordm., *Conosoma pubescens* Grav., *Atheta*) des Myriapodes (*Lithobius* et *Polydesmus*), des Thysanoures (*Campodea*) de petite taille, d'innombrables Podurelles et des Anurides, des Diptères, des Oligochètes et quelques rares Aranéides. De plus dans les crottes de Palombes se trouvent les larves d'un Lathridiide (Coléoptère).

Une deuxième zone est constituée par la partie obscure de la grotte que les touristes visitent. La nourriture y abonde sous forme de débris végétaux et de détritus de toute sorte. Dans cette zone se trouvent des Troglobies véritables sur les coulées stalagmitiques ; ce sont des Collemboles, des *Campodea* de grande taille ; des Diplopodes blancs et des petits Trichoniscides de forme étroite et allongée. Seuls *Habrocerus capillaricornis* et *Medon rufiventris*, parmi les espèces troglophiles de l'entrée, pénètrent dans cette zone obscure. Dans les gours et les bassins d'eau la faune aquatique fait défaut, sauf que j'ai recueilli quelques Nématodes qui erraient sur le fond d'un gour.

La troisième zone enfin est la partie de la grotte, non visitée d'habitude, où les ressources alimentaires sont pauvres. Ici on trouve encore des Collemboles (Podurelles, Anurides et Sminthurides), de grands *Campodea* et des Trichoniscides. Un petit Chernète aveugle enfin était en train de dévorer vivant un *Campodea* dix fois plus grand que lui qu'il avait sectionné d'un coup de pince.

Jeannel.

228. Grotte de Liqué.

(Troisième mention, voir Biospeologica VI, p. 332 et Biospeologica XVI, p. 154).

Située à 50 m. du hameau de Liqué, commune de Moulis, canton de Saint-Girons, département de l'Ariège, France. —

Altitude : 600 m. env. — *Roche :* Calcaires secondaires. — *Date :* 24 octobre 1909.

Matériaux : Coléoptères, Thysanoures, Collemboles, Myriapodes, Isopodes. — *Numéro :* **335**.

Le matériel de cette grotte, comme celui des deux suivantes, a été recueillis par M. Ferré, de Liqué, qui nous servit de guide lors de notre passage dans la région (**1910**, p. 154).

229. Petite grotte de Liqué.

Située à 500 m. env. de la grotte de Liqué, commune de Moulis, canton de Saint-Girons, département de l'Ariège, France. — *Altitude :* 600 m. env. ? — *Roche :* Calcaires secondaires. — *Date :* 3 octobre 1909.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Collemboles, Aranéides, Acariens, Isopodes. — *Numéro :* **336**.

Voici les renseignements fournis par M. Ferré sur cette grotte. Elle se trouve dans les mêmes parages que la grotte de Liqué ; elle est plus petite, très peu incrustée et les suintements y sont faibles. Pendant l'hiver le sol est occupé par des flaques d'eau, qui n'existaient plus à la date de sa visite.

Quelques Chauves-Souris furent observées.

230. Seconde petite grotte de Liqué.

Située à 500 m. env. de la grotte de Liqué, commune de Moulis, canton de Saint-Girons, département de l'Ariège, France. — *Altitude :* 600 m. env. ? — *Roche :* Calcaires secondaires. — *Date :* 3 octobre 1909.

Matériaux : Diptères, Lépidoptères, Hyménoptères, Thysanoures, Collemboles, Aranéides, Opilionides, Isopodes. — *Numéro :* **337**.

D'après les renseignements de M. Ferré, cette grotte est en-

core plus petite que la précédente, sa voisine. Faibles suintements, presque pas d'incrustation, quelques flaques d'eau en hiver seulement, voilà ses caractéristiques. Le plancher est argileux. Quelques Chauves-Souris furent observées.

231. Puits du Jardin Bignon.

Situé 4, Impasse du Lycée, à Bourg, département de l'Ain, France. — *Altitude :* 227 m. — *Roche :* ?. *Date :* octobre 1909.

Matériaux : Amphipodes, Copépodes, Mollusques. — *Numéro :* 338.

Nous devons le matériel et les renseignements sur cette station à M. E. de Beauchamp. Le puits est complètement clos par un couvercle fixé à demeure qui est traversé par le tuyau de la pompe. C'est en filtrant l'eau que les Crustacés et Mollusques ont été capturés.

232. Grotte de Velmanya.

Située à 10 minutes au nord du village de Velmanya, dans la commune de Velmanya, canton de Vinça, département des Pyrénées-Orientales, France. — *Altitude :* 950 m. env. — *Roche :* Calcaire. — *Date :* 10 janvier 1910.

Matériaux : Coléoptères, Orthoptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Isopodes, Mollusques. — *Numéro :* 339.

Cette grotte s'ouvre sur le flanc oriental du Canigou, dans une vallée tributaire du bassin de la Têt.

L'entrée est petite et donne accès à un couloir étroit, humide, stalagmité, long de 6 à 7 m. env., dont le sol est jonché de cailloux et de débris végétaux. D'autre part, à droite de l'entrée, un puits étroit de 2 à 3 m. de profondeur permet de descendre à pic dans un petit couloir qui descend encore à 45° pendant une vingtaine de mètres et aboutit à un deuxième

puits inexploré. Ce couloir en pente est encombré d'éboulis.

Dans la première partie de la grotte j'ai recueilli des Collemboles, des Trichoniscides, des Aranéides et un Orthoptère (*Dolichopoda*). Quant aux Coléoptères (*Speonomus Delarouzeei* FAIRM. et *Leptinus testaceus* MÜLL.), ils ont été trouvés dans les éboulis du puits.

JEANNEL.

233. Grotte de Sirach.

Située à un quart d'heure du village de Sirach, dans la commune de Ria, canton de Prades, département des Pyrénées-Orientales, France. — *Altitude :* 500 m. env. — *Roche :* Calcaire primaire. — *Date :* 11 janvier 1910.

Matériaux : Coléoptères, Collemboles, Aranéides. — *Numéro :* **340**.

Je n'ai fait qu'une rapide visite aux premières salles de cette grande caverne qui méritera une exploration approfondie. La grotte était très humide et les animaux ont été recueillis sur le guano des Chauve-Souris.

JEANNEL.

234. Barranc du Pla de Perillos.

(Deuxième exploration, voir BIOSPEOLOGICA VI, p. 337).

Situé sur le plateau du même nom, commune de Perillos, canton de Rivesaltes, département des Pyrénées-Orientales, France. — *Altitude :* 305 m. — *Roche :* Calcaire crétacique supérieur. — *Date :* 12 mars 1910.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Collemboles, Thysanoures, Myriapodes, Aranéides, Acariens, Isopodes, Mollusques, Oligochètes. — *Numéro :* **341**.

Au cours de cette descente dans le Barrenc, avec Ch. Alluaud,

nous avons trouvé la grotte beaucoup plus humide que Racovitza ne l'avait trouvée en mai 1906. Aussi la faune était-elle bien plus abondante, principalement sur les massifs stalagmitiques de la région S. qui ruisselaient de toutes parts. Nous avons pu, de la sorte, recueillir une trentaine de *Troglophyes Bedeli* Jeann. (Coléoptère), dont on ne connaissait encore qu'un seul exemplaire femelle, ainsi qu'un grand nombre de *Trichoniscoides modestus Davidi* Racov. (Isopode) et de *Polydesmus Racovitzai* Bröl. (Myriapode).

Jeannel.

235. Cueva de Somaen.

Située sur la rive droite du Jalon, sur le territoire de Somaen, partido de Medinaceli, provincia de Soria, Espagne. — *Altitude :* 900 m. env. ? — *Roche :* Calcaires triasiques ? — *Date :* 1er mai 1910.

Matériaux : Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Acariens, Isopodes, Oligochètes. — *Numéro :* 342.

Cette grotte est située dans la falaise dominant la rive droite du rio Jalon, à 2 km. en amont de Somaen. Dès l'entrée étroite on dévale une forte pente, puis l'on circule sur un sol accidenté, sec, sauf dans la dernière salle où il est argileux et humide. C'est dans cette salle que les animaux ont été capturés sur des branchages pourris. La longueur totale est de 60 m. environ.

Elle fut fouillée par le marquis de Cerralbo (El alto Jalon) qui y découvrit des sépultures néolithiques.

H. Breuil.

236. Ifri Khaloua.

(Seconde mention, voir Biospeologica VI, p. 366).

Situé près de la crête du Haïzer, douar Beni-Kouffi, commune de Dra-el-Mizan, département d'Alger, Algérie. — *Altitude :* 2100 m. — *Roche :* Calcaire liasique.

Date : 10 août 1908. — *Matériaux :* Thysanoures, Myriapodes, Acariens. — *Numéro :* **343.**

Date : 16 juin 1909. — *Matériaux :* Diptères (larves), Collemboles, Isopodes. — *Numéro :* **344.**

Date : 10 août 1910. — *Matériaux :* Diptères, Thysanoures, Myriapodes, Opilionides, Acariens. — *Numéro :* **483.**

« Khaloua » signifie « lieu de réunion », et fait allusion sans doute à la proximité du marabout Haïzer, qui est très visité de toute la région. La petite provision d'eau qui se trouve presque en tout temps au fond de la grotte est utilisée par les pèlerins au moment des agapes qui accompagnent les fêtes.

M. LAPIE et moi avons vérifié à diverses reprises la température au fond, qui oscille toujours étroitement autour de 5°5.

L'*Apteraphaenops longiceps* se rencontre régulièrement, et souvent en nombre. Les Diplopodes blancs sont rares et les Isopodes encore davantage. Le premier Anophthalme connu du nord de l'Afrique. *Duvalius Jurjurae* (Coléoptère Carabide) a été découvert dans cette grotte le 15 juin 1909.

P. DE PEYERIMHOFF.

237. Ifri Semedane.

(Seconde exploration, voir BIOSPEOLOGICA VI, p. 368).

Situé près d'Aït Abd-el-Ali, au pied d'Azerou Thalthatt, commune de Michelet-Djurdjura, département d'Alger, Algérie. — *Altitude :* 850 m. — *Roche :* Calcaire liasique. — *Date :* 21 juin 1908.

Matériaux : Chernètes, Mollusques. — *Numéro :* **345.**

Divers Coléoptères : *Bembibion nitidulum* (Carabide), *Quedius declivus* (Staphylinide), *Anemadus orchesioides* (Silphide) se tiennent sous la voûte d'entrée de cette grotte. Un autre Silphide, *Nargus notaticollis*, pénètre jusqu'à 50 m. à l'intérieur. Le fait est fréquent pour le genre *Quedius* et beaucoup de Silphides *Cholevini*.

P. DE PEYERIMHOFF.

238. Ifri bou-Anou (1).

Situé dans la forêt d'Aït-Ouâbane, douar Iboudrarène, commune de Michelet-Djurdjura, département d'Alger, Algérie. — *Altitude :* 1560. m. — *Roche :* Calcaire liasique.

Date : 23 juin 1908. — *Matériaux :* Myriapodes, Aranéides, Isopodes. — *Numéro :* **346**.

Date : 7 septembre 1909. — *Matériaux :* Isopodes. — *Numéro :* **347**.

Date : 11 juillet 1910. — *Matériaux :* Diptères, Collemboles. Myriapodes, Aranéides, Isopodes, Mollusques, Oligochètes. — *Numéro :* **435**.

On arrive à la forêt d'Aït-Ouâbane en partant, soit du village du même nom, situé à 600 m. en contre-bas, soit du col de Tirourda (1780 m.) par l'Azerou Madene. Dans l'un comme dans l'autre cas, la course est de trois heures environ.

La grotte s'ouvre à l'ouest dans un escarpement roide, exactement en face du col Tirkabin où passe, sur l'autre versant, le chemin de Maillot à Michelet par Tizi n'Kouilal. Une baie de 1 m. 50 de hauteur conduit à une seule salle terreuse, parsemée de pierres, à forte pente, plongeant vers l'est. A droite (sud), on remarque une cavité montante, avec d'anciens dépôts stalagmitiques en cascades, actuellement éteints. Un ressaut du plancher sépare au fond de la grotte une chambre un peu plus humide et un peu plus obscure, prolongée, toujours vers l'est, par des fissures où s'engagent évidemment les eaux ; en avant et au-dessus, se déploie un rideau stalagmitique probablement produit par la diaclase à laquelle des fissures doivent leur origine. A gauche (nord) est un couloir insignifiant, d'une dizaine de mètres. Tout au fond, en face de la baie d'entrée

(1) C'est à M. G. Lapie, que je dois la connaissance des grottes et « tessereft » dont il va être parlé. C'est avec lui que j'en ai effectué l'exploration. J'ai même utilisé pour la rédaction de ces notices, toute une série de renseignements qu'il avait recueillis sur place pendant les recherches préliminaires à son beau travail : « Etude phytogéographique de la Kabylie du Djurjura » (*Revue de Géographie annuelle* Tome III, 1909. — Thèse présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris).

et à peu près dans le grand axe de la cavité, une table rocheuse cimentée par des dépôts calcaires, conserve toute l'année une cuvette d'eau. La lumière du jour pénètre dans toutes les parties accessibles de la grotte.

A part quelques suintements assez actifs en hiver pour produire un ruisselet, et le faible dépôt pérenne situé au fond, l'intervention de l'eau est nulle et la grotte semble uniquement due à des actions mécaniques. Les parties profondes sont cependant humides en tout temps.

Le versant d'Aït-Ouâbane est excessivement pauvre en eaux superficielles, et dès juillet il n'est plus possible d'y trouver une source ou un ruisseau alimenté. La cuvette de l'Ifri bou-Anou est donc précieuse pour les bergers qui peuvent s'y approvisionner. Ils utilisent pour se conduire des torches de paille dont les débris jonchent le sol. Les singes viennent également se désaltérer dans la grotte en août et septembre, et la parsèment de leurs excréments.

Cette richesse en matières organiques, jointe à une humidité constante, entretiennent une abondante faune d'invertébrés, *Hyalinia* sous les pierres et les débris de bois, Lombricides dans le sol, Diplopodes et Isopodes troglobies, Collemboles aveugles, innombrables *Limosina* courant sans jamais s'envoler, proie facilespour les Arachnides également nombreusesdans l'ensemble de la cavité, Lépidoptères, Diptères et Trichoptères le long des parois rocheuses, *Atheta Linderi* à tous ses états autour des crottes de singe. On notera la présence d'un remarquable Staphylinide troglobie, *Paraleptusa cavatica* (*Bulletin de la Société entomologique de France,* 1911, p. 88), jusqu'ici spécial à cette grotte, où il est d'ailleurs très rare.

P. de Peyerimhoff.

239. Rhar Yaanen.

Situé au village de Yaanen, commune de Camp-du-Maréchal, département d'Alger, Algérie. — *Altitude :* 250 m. env. — *Roche:* Calcaire bleu primitif. — *Date :* 3 novembre 1908.

Matériaux : Collemboles, Aranéides, Isopodes, Mollusques. — *Numéro :* 349.

Un passage surbaissé s'ouvrant au nord, dans lequel on rampe pendant quelques mètres, mène à une salle occupée par une cascade de tuf, évidemment produite par les infiltrations d'un ruisseau voisin. Sur la gauche, un couloir irrégulièrement descendant aboutit à une deuxième salle, de direction perpendiculaire, d'une quinzaine de mètres de long sur 4 à 5 mètres de large, très boueuse et très humide.

Cette cavité est fréquentée par les Chauve-Souris. La faune cavernicole y semble restreinte et pauvre (Collemboles, Isopodes). Les Diplopodes, notamment, font complètement défaut. Par contre, il s'y rassemble une nombreuse population de Coléoptères adventices : *Lathrobium Lethierryi*, Staphylinide dont les habitudes lucifuges sont bien connues, et qui pénètre ici jusqu'au fond de la grotte, — *Catops meridionalis* (Silphide), sous les pierres dans la première salle, — *Nargus notaticollis* et même *Catopomorphus Bedeli* (id.), sur le tuf humide de la cascade. Dans les gours, se tiennent de nombreuses larves de Batraciens Urodèles.

Creusée dans un pointement calcaire très restreint, à faible altitude, et à distance de la grande chaîne kabyle, cette grotte est d'une pauvreté en troglobies qui contraste avec la richesse et l'intérêt des autres cavernes décrites ici, toutes propres aux hauts massifs du Djurdjura.

P. DE PEYERIMHOFF.

240. Ifri bou-Arab.

Situé à un kilomètre au sud-est du gourbi forestier de Bou-Djurdjura, au pied de la falaise du Haïzer, au-dessus du village d'Aït-Ali, douar Beni-Kouffi, commune de Dra el Mizan, département d'Alger, Algérie. — *Altitude :* 1210 m. — *Roche :* Calcaire liasique.

Dates : 13, 14, 17 juin 1909. — *Matériaux :* Hémiptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Chernètes, Isopodes, Mollusques. — *Numéro :* 350.

Date : 16 septembre 1909. — *Matériaux :* Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Isopodes. — *Numéro :* 351.

Cet Ifri est dit « de l'arabe », parce que, pendant l'insurrection de 1871, un berger des Ouled-Aziz, de race arabe, s'installa dans le voisinage avec son troupeau. Presque tous les gens d'Aït-Ali le connaissent, mais redoutent d'y entrer, sous le prétexte qu'une panthère s'y réfugiait autrefois.

C'est une diaclase de direction est-ouest, par conséquent parallèle à la falaise du Haïzer dont elle reste indépendante, à plafond mince. Un étroit boyau de 6 à 8 mètres de long, ouvert à l'ouest, conduit à une première salle de 10 m. sur 8 m. environ, en pente forte. Un passage très surbaissé mène à une deuxième cavité beaucoup plus petite, à la suite de laquelle tombe un à-pic de 5 m. environ, que l'on franchit à la corde. A partir de ce point, la diaclase se précise et s'élargit, sans toutefois changer de direction. C'est alors une haute galerie de 4 à 5 mètres de large, sur une quinzaine de hauteur, à plancher très incliné, à parois tendues de grands rideaux stalagmitiques, à sol terreux, humide, parsemé de cailloux. Au bout de 25 mètres environ, la caverne semble se fermer brusquement, mais en réalité se prolonge encore pendant une quinzaine de mètres par un couloir bas, à plancher rocheux enduit d'argile. De nombreux ossements amenés par les fauves sont à moitié enfouis çà et là. D'après M. G. Lapie, la température, en août 1908, était de 14° dans la deuxième salle, au-dessus de l'à-pic. Elle est sans doute un peu inférieure dans la dernière cavité.

Les deux premières salles ne sont humides que pendant les saisons pluvieuses ; les infiltrations doivent se réunir alors en un ruisselet qui cascade sans doute sur l'à-pic. En été, les suintements sont rares et peu marqués. En tous cas, il n'y a nulle part dépôt d'eau pérenne.

Hantée par quelques Chauves-Souris, des porcs-épics (dont on trouve les piquants) et sans doute divers fauves, de temps en temps visitée par l'homme, ainsi qu'en témoignent des fragments de bois mêlés aux éboulements de la cascade, l'Ifri bou-Arab est amplement pourvu de ressources alimentaires. De plus, son mince plafond donne passage à des racines ligneuses, dont le chevelu s'épanouit dans les cannelures des parois.

On y rencontre en grand nombre un *Hyalinia* et un autre mollusque à coquille conique. Deux espèces de Lépidoptères (une Noctuelle et un Géomètre), quatre espèces de Diptères (une *Limosina* et trois Nématocères) et une Phrygane abondent dans les anfractuosités des parois. Une Epeire noire (?*Meta*) les capture dans ses toiles. La larve décolorée d'un *Delphax* (Hémiptère Hétéroptère) se tient le long des radicelles ligneuses. Sous les pierres et autour des débris organiques circulent des Aranéides, un *Chthonius* (Pseudoscorpionide), un Chilopode, un *Scolopendrella* (Symphyla), un *Campodea* (Thysanoure) et un Collembole sauteur. Un Diplopode (*Typhloblaniulus*) fourmille, surtout dans les dernières salles. Les Isopodes (deux espèces) sont beaucoup plus rares. Jusque dans les parties les plus profondes, on recueille les larves d'un Diptère Nématocère. Enfin la grotte abrite une colonie peu nombreuse d'*Apteraphaenops longiceps* (1) (Coléoptère Staphylinide), l'un des troglobies les plus caractéristiques du massif du Djurdjura.

P. de Peyerimhoff.

241. Ardjer-Idkhi.

Situé à un kilomètre et demi au sud de Ifri bou-Arab, dans un étroit mamelon dépendant du Haïzer, appelé Agouni T'mizer, douar Beni-Kouffi, commune de Dra-el-Mizan, département d'Alger, Algérie. — *Roche :* Calcaire liasique. — *Altitude :* 1500 m. — *Date :* 15 juin 1909.

Matériaux : Collemboles, Isopodes. — *Numéro :* 352.

(1) Je l'ai mentionné déjà dans le *Bulletin de la Société entomologique de France*, 1911, p. 91.

Le même nom (sans signification connue) désigne deux grottes : l'inférieure, actuellement utilisée comme bergerie, sans profondeur et sans intérêt biologique ; l'autre, qui s'ouvre à 20 m. en amont, et qui est décrite ici.

Un large portique mène, un peu sur la gauche, à un couloir rocheux constamment ascendant. Au bout d'une quarantaine de mètres, de gros matériaux d'éboulement semblent fermer le passage ; mais on parvient à se glisser entre les blocs, et, en se traînant sur une agile molle, à parcourir encore la cavité surbaissée pendant environ 30 mètres, pour aboutir à une petite salle décorée de quelques mesquines productions stalagmitiques qui ont dû peu à peu obturer le passage aujourd'hui entièrement clos. La température de la masse argileuse était de 11° en août 1908.

Dans cette grotte déchue, l'eau ne joue plus aucun rôle : par beau temps, les suintements sont à peu près taris, et ne doivent fonctionner qu'au moment des pluies ou de la fonte des neiges. Deux ou trois petites cuvettes se remplissent alors dans la salle terminale. Par contre, l'argile de la partie profonde, même quand les parois sont à sec, reste molle et saturée d'eau.

Jusqu'à l'éboulement, la cavité est très accessible, et souvent visitée par les bergers. Au delà, l'argile ne présentait, lors de ma première visite (11 août 1908) que des traces de griffes dues probablement à des porcs-épics. Mais point de débris organiques, et l'apparence d'une extrême pauvreté alimentaire.

C'est là cependant que se rassemble une faune assez abondante, soit d'hôtes accidentels : un Macrolépidoptère et un Microlépidoptère, une Phrygane, une *Limosina* et deux Diptères Nématocères, *Nebria rubicunda* (Coléoptère Carabide) *Quedius declivus* (Coléoptère Staphylinide), soit de cavernicoles réguliers : Arachnides, Isopodes, Collemboles et Coléoptères. Les Diplopodes paraissent faire défaut. A noter particulièrement la présence d'*Apteraphaenops brevicornis,* race du type *longiceps* jusqu'ici spéciale à cette grotte, et d'un grand *Onychiurus* (Collembole) de 3,5 mill. de long, qui vit, soit en com-

pagnie de l'*Apteraphaenops*, soit sous les pierres, dans la salle terminale (1). C'est en ce point que le 14 juin 1907, j'ai observé une réunion de ces *Onychiurus*, parfaitement vivants, rassemblés à la surface d'une cuvette encore pleine. Comme ces Collemboles ne sautent pas, il me semble difficile qu'ils arrivent à vaincre la force de tension superficielle qui les maintient au centre de la surface liquide, et je présume qu'ils passent ainsi plusieurs mois, jusqu'à ce que l'évaporation de l'eau leur rende la liberté.

P. DE PEYERIMHOFF.

242. Ifri Maareb (2).

Situé près du chemin de Darna, à trois quarts d'heure de la maison cantonnière de Tizi n'Djemaa (entre Michelet et le col de Tirourda), dans un contrefort de l'Azerou Tidjer, douar Akbils, commune de Michelet-Djurdjura, département d'Alger, Algérie. — *Altitude :* 1280 m. — *Roche :* Calcaire liasique.

Date : 9 septembre 1909. — *Matériaux :* Myriapodes, Isopodes. — *Numéro :* **353**.

Date : 10 et 12 juillet 1910. — *Matériaux :* Diptères, Trichoptères, Collemboles, Thysanoures, Myriapodes, Aranéides, Opilionides, Acariens, Chernètes, Isopodes, Oligochètes. — *Numéro :* **436**.

Matériaux (Entrée de la grotte) : Myriapodes. — *Numéro :* **436 A**.

Quand on vient de Tizi n'Djemaa, l'ouverture de cette caverne, orientée en plein nord, se voit dans la barre rocheuse, immédiatement après la coupure de l'oued Djemaa, en face et à un peu plus de 200 m. au-dessus d'une boucle que fait le

(1) Cf. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 1911, p. 90.

(2) J'ai dit quelques mots de cette grotte à propos de la description d'*Aphaenops Iblis* (*Bulletin de la Société entomologique de France*, 1910, p. 150). La cote 1350 que je lui attribuais alors est inexacte et a été rectifiée.

chemin de Darna. Après avoir gravi la pente d'éboulis qui mène au pied de la barre (95 m. de dénivellation), on s'engage dans le rocher par une série de corniches et de couloirs étroits aboutissant, après 115 m. d'ascension verticale, à une sorte de bassin herbeux très abrupt, au sommet duquel s'ouvre l'Ifri.

Un imposant portique, du plafond duquel un jeune figuier pend comme un lustre, donne accès à une courte galerie, percée dans la direction sud, et qui mène à une première salle circulaire d'une dizaine de mètres de diamètre. Cette salle est ordinairement sèche et entièrement éclairée par la pénombre. Un bloc, détaché de la voûte et arrêté à 1 m. 50 du sol la sépare d'un couloir légèrement dévié vers l'ouest où un faible courant d'air montre que l'échange des températures intérieure et extérieure se fait en ce point. Au bout d'une quinzaine de mètres, on arrive à une vaste nef parsemée de grosses pierres, où des suintements tombent goutte à goutte. Toujours dans la direction sud, des matériaux d'éboulement, recouverts de cuvettes stalagmitiques en pleine activité, forment un ressaut. Après l'avoir gravi, on passe dans un couloir en rampe faible, bordé de piliers. A droite (ouest), un passage mène à un à-pic. En face (sud), s'étend la deuxième nef de la grotte, de dimensions imposantes, presque entièrement occupée par un amas d'énormes éboulis, entre lesquels, vers l'ouest, s'ouvrent des gouffres encore inexplorés. Çà et là, des colonnes stalagmitiques se dressent vers le plafond. De minces filets d'eau circulent au fond et se perdent vers le sud. L'ensemble peut avoir 150 m. de long, la nef du fond, une cinquantaine de mètres de large.

L'ampleur de ce système souterrain et la structure de son débouché permettent de supposer qu'il a pu être primitivement parcouru par des masses d'eau importantes. Actuellement en tous cas, il est à ce point de vue en déchéance complète : les suintements sont pauvres et l'eau rassemblée est rare. Ce n'est sans doute qu'à la fonte des neiges que les points d'absorp-

tion de l'Azerou Tidjer débouchant dans la grotte peuvent y précipiter un volume un peu plus important.

Ifri Maareb étant d'un accès difficile, et les Kabyles, par superstition, redoutant d'y entrer, est très peu visité. D'autre part, les Chauves-Souris doivent y être abondantes, à en juger par leurs innombrables ossements entraînés par les eaux, et en train de se pétrifier un peu partout. Pourtant, elles restent invisibles, et leurs excréments isolés sont très disséminés, ce qui semble indiquer qu'elles se tiennent en temps ordinaire dans d'autres cavités que celles où l'on peut avoir accès. Lors de ma première visite (9 septembre 1909), leurs cris remplissaient la dernière salle, et semblaient venir de la droite (ouest) du plafond. Quoi qu'il en soit, la présence de ses animaux entretient certainement dans la grotte une provision notable de matière organique.

On trouve un *Campodea* de grande taille sous les grosses pierres plates qui parsèment la première salle. Des Lépidoptères, des Trichoptères, des Diptères (*Limosina*, *Tipulidae*, *Mycetophilidae*) se tiennent en foule sur les parois de la seconde, où l'on commence à rencontrer autour du moindre fragment de matière organique les Diplopodes (*Typhloblaniulus*) (1) et les Isopodes (*Spiloniscus*) (2) d'habitude si nombreux dans les grottes du Djurdjura. Ces deux derniers animaux abondent surtout dans la dernière salle, où par contre les Arachnides et les Collemboles sont rares, et où l'on ne rencontre plus qu'exceptionnellement des *Campodea*. Les *Hyalinia* se trouvent un peu partout. Un *Laemostenus algerinus* (Coléoptère Carabide) a été recueilli dans la dernière nef. L'un des troglobies les plus importants est l'*Aphaenops Iblis*, dont trois individus ont été trouvés dans les parties les plus profondes de la grotte, le premier sur un cadavre de chauve-souris, les deux autres sur des

(1) Il n'est peut-être pas inutile de recommander de ne pas mélanger, dans les tubes d'alcool, ces Myriapodes avec les autres articulés, notamment les Isopodes, auxquels ils communiquent une coloration lie de vin qui n'a rien de naturel (voir RACOVITZA, Biospeologica IX, p. 300).

(2) Ces Isopodes, bien que terrestres, pénètrent parfaitement sous l'eau quand on les inquiète et peuvent y rester quelque temps. Dans ce milieu, j'ai remarqué que leur blancheur les dissimule assez bien, — homochroïsme défensif ici bien imprévu !

appâts de viande. Deux d'entre eux étaient couverts d'une Laboulbéniacée du genre *Rhacomyces.* Enfin un deuxième *Duvalius Jurjurae* a été recueilli exactement à l'entrée, sous un roc enfoncé dans l'humus.

P. DE PEYERIMHOFF.

243. Les Tessereft ou trous à neige du Haïzer.

Situés sur le Djebel Heidzer, territoire de la commune de Dra-el-Mizan, département d'Alger, Algérie.

Le Haïzer ou Heidzer (1) forme la partie ouest de la chaîne du Djurdjura, la plus massive et la moins entamée par l'érosion. Orographiquement, c'est un causse étroit et tourmenté, d'environ 10 km. de long, orienté à peu près exactement est-ouest, à la cote moyenne 2000. Il est constitué par des calcaires liasiques çà et là recouverts de grès ou de poudingues supranummalitiques. Les phénomènes karstiques y sont très développés (2) et se présentent sous deux aspects particulièrement frappants.

D'une part, et comme sur tous les causses, de vastes effondrements en forme de bassins le plus souvent fermés, dont le fond, plat ou peu incliné, est percé de nombreux points d'absorption à faible débit. L'eau ne s'y rassemble que temporairement, et pendant toute la belle saison le sol y est à sec. Ces dépressions herbeuses, figurées improprement comme étangs sur la carte d'état-major, sont désignées en kabyle sous le nom générique d'agouni, appliqué du reste à toute surface relativement plate.

Les masses calcaires qui les contiennent, d'autre part, sont débitées par d'innombrables diaclases presque toujours parallèles à l'axe de la montagne, et dont les multiples combinaisons ont abouti à l'état chaotique actuel. La plupart de ces dia-

(1) Orthographe de la carte d'Etat-Major. « Haïzer » semble correspondre un peu mieux à la prononciation locale.

(2) Voir déjà, JEANNEL et RACOVITZA, Biospeologica VI p. 367.

clases sont actuellement comblées, mais il en est encore de béantes, et dans quelques-unes, plus favorisées par l'érosion, ou dont le plancher s'est abaissé davantage, il s'est formé des puits ou avens ; les neiges y persistent longtemps, et chez certains même, restent régulièrement pérennes. Ces cavités étroites et profondes sont appelées tessereft.

Si les agouni, fortement colmatés par les ruissellements, participent aux amples variations hygrométriques et thermiques de la surface et sont par conséquent sans aucun intérêt au point de vue de la faune hypogée, les tessereft au contraire, abrités, constamment humides, en communication immédiate avec le réseau souterrain, constituent un milieu biologique tout spécial, comme en témoignent la flore (1) et la faune qu'on y rencontre. A ce titre, leur exploration constitue l'un des chapitres les plus intéressants de la géographie de détail du Djurdjura.

Les principaux, ceux du moins où il est possible de pénétrer sans agrès, vont être décrits. Il est à peine besoin de faire remarquer qu'un guide est indispensable pour se conduire dans le dédale compliqué de tous ces effondrements. On le prendra au village d'Aït-Ali.

243 a. Tessereft Tissoukdel.

Situé vers la cote 2000, auprès de l'agouni Tissoukdel, douar Amlouline, que traverse le sentier menant d'Aït-Ali au marabout de Haïzer.

Date : 17 septembre 1909. — *Matériaux :* Coléoptères, Collemboles. — *Numéro :* **437**.

Date : 23 octobre 1910. — *Matériaux :* Diptères, Acariens. — *Numéro :* **438**.

« Tissoukdel » signifie « endroit dont l'accès est interdit

(1) M. G. Lapie a déjà signalé (*C. R. Acad. Sciences*, 11 mars 1907, et Etude phytogéographique de la Kabylie du Djurdjura, p. 106 et 151) l'intérêt botanique de ces stations, où il a découvert deux variétés inédites de Phanérogames, et cinq Muscinées nouvelles pour le nord de l'Afrique.

par le propriétaire ou l'occupant », allusion sans doute au pâturage dans ce bas-fond enclos de rochers. Ce tessereft, à la fois le plus typique et le plus abordable de la région, très exploité par les marchands de neige, a la forme d'un entonnoir elliptique, dont le grand axe, de direction est-ouest, est celui de la diaclase qui l'a formé. Ses parois sont fortement cannelées par l'érosion, surtout au sud-ouest. On y accède facilement du côté nord par une sorte d'escalier ménagé dans l'une de ces cannelures. Le diamètre de l'ouverture peut avoir cent mètres dans le sens de la diaclase, et moitié moins dans le sens perpendiculaire. Il diminue rapidement, par ressauts, jusqu'à ne mesurer plus que 7 à 8 m. vers 30 m. de profondeur. En ce point, une grande dalle, qui n'est guère libre de neige qu'en fin septembre, semble fermer le tessereft. Mais l'on peut se glisser dans une cannelure, et le 23 septembre 1911, j'ai pu y descendre encore pendant une quinzaine de mètres.

Une première visite effectuée en octobre 1907 (1) ne me procura que les larves d'une *Nebria* (Coléoptère Carabide), que je pensais appartenir à *N. rubicunda*, espèce vulgaire jusque dans ce massif élevé. C'était en réalité celles de *N.* (*Alpaeus*) *exul*, découvert à l'état d'imago deux ans après (17 septembre 1909) et qui est l'un des relictes glaciaires les plus remarquables du Djurdjura. Dans l'humus produit par la macération des feuilles, un petit Collembole blanc (?*Onychiurus*) se rassemble parfois en quantités innombrables. On trouve avec lui une *Limosina* (Diptère), un Acarien et de nombreux Coléoptères saprophages adventices (Staphylinides, Trichoptérygides...)

243 b. Tessereft el Hadj-ou Kaci.

Situé à un kilomètre à l'est du précédent, vers la cote 2000, auprès de l'agouni Tamkîet traversé par le sentier menant d'Aït-Ali au lac Agoulmine.

(1) J'en ai dit quelques mots dans le *Bulletin de la Société entomologique de France*, 1908, p. 120.

Date : 23 octobre 1910. — *Matériaux :* Coléoptères, Collemboles, Myriapodes, Isopodes. — *Numéro :* **439.**

Date : 9 août 1911. — *Matériaux :* Diptères, Isopodes. — *Numéro :* **481.**

El Hadj-ou-Kaci, un vieux montagnard des Beni bou-Ghardane, encore vivant, a longtemps monopolisé l'exploitation de la neige dans ce tessereft, dont la partie accessible est une cavité d'une vingtaine de mètres de profondeur formée aux dépens d'une diaclase de direction nord-sud. On pénètre par le nord en utilisant une série de ressauts. Dans le fond, voûté par un immense rocher, il ne restait plus, lors de mes visites, qu'une quantité de neige insignifiante, et je n'ai à peu près rien trouvé en ce point. Par contre, dans le gravier humide du grand ressaut situé à mi-hauteur, j'ai pu récolter une intéressante faune hygrophile, composée de Coléoptères (*Trechopsis Lapiei*, *Oreocys Bedeli*) et d'Isopodes.

243 c. Tessereft Agouni Tamkïet.

Situé à 150 m. au sud-est du précédent, vers la côte 2050, dans la masse rocheuse tourmentée qui domine l'Agouni Tamkïet. — *Date :* 23 octobre 1910.

Matériaux : Coléoptères et larves. — *Numéro :* **440.**

Ce tessereft, très abrité et très froid, est l'un des plus régulièrement exploités pendant l'arrière-été. Un vaste puits elliptique, d'environ 25 m. de profondeur, s'ouvre au milieu des rochers. On s'y glisse par une mince fissure située à quelques mètres du bord, et on descend en s'accrochant aux aspérités des parois. On aboutit ainsi à une fosse de 7 à 8 m. de long sur 3 m. de large, pleine d'une énorme masse de neige pérenne, tout autour de laquelle, lors de ma visite, les larves d'*Alpaeus exul* se montraient en quantité. Dans un passage montant, situé à gauche par rapport à l'accès, j'ai recueilli un exemplaire immature de *Paraleptusa praeses.*

A 50 m. vers l'est, entre ce tessereft et le précédent, s'ouvre un autre gouffre neigeux, inaccessible sans agrès.

243 d. Lonadj Iouaranène.

Situé sur la crête, près de la falaise sud du Haïzer, entre les cotes 2019 et 1956 de la carte au 1 : 50.000^e. — *Date :* 24 octobre 1910.

Matériaux : Coléoptères et larves, Collemboles, Myriapodes. — *Numéro :* **441.**

« Lonadj » signifie « objets contigus ». « Iouaranène » veut dire « endroit de parcours difficile ». L'expression kabyle synthétise en effet une région extraordinairement tourmentée, semée d'effondrements et percée de nombreux tessereft. J'ai visité l'un d'eux, où un paquet de neige se voyait encore au fond d'une cannelure vertigineuse. Sur une pente humide, dans une demi-obscurité, j'ai récolté des larves d'*Alpaeus exul* et des imagos de *Trechopsis Lapiei.*

243 e. Tessereft Guiril.

Même situation que le précédent, à 200 mètres à l'ouest.

Date : 11 août 1908. — *Matériaux* : Diptères, Collemboles, Diplopodes. — *Numéro* : **348.**

Date : 24 octobre 1910. — *Matériaux :* Diptères, Collemboles, Acariens. — *Numéro :* **442.**

Date : 10 août 1911. — *Matériaux :* Diptères (larves), Collemboles. — *Numéro :* **482.**

Le tessereft Guiril (Guiril veut dire crête) est une grande diaclase, qui sur près de cent mètres, a fendu la crête du Haïzer jusqu'à décoller une partie de la falaise qui domine au sud l'Azib des Beni-Kouffi. Des deux parois de cette diaclase, celle du Nord, échancrée en arc-de-cercle à son sommet, est encore

dressée sur toute sa longueur, tandis que celle du Sud s'est effondrée à son extrémité Est, formant ainsi une vaste fosse, terminée contre la paroi Nord par de nombreux points d'absorption.

A l'Ouest, les deux lèvres de la diaclase originelle sont encore apparentes, et enclosent une doline dont le plancher fortement ascendant, est formé d'énormes éboulis. Quand la neige a disparu de la fosse, une fente permet de se glisser sous ces blocs et de cheminer pendant une vingtaine de mètres dans un passage à deux étages. On arrive alors au fond d'un aven elliptique, à parois verticales et lisses de 25 m. environ, qui n'est toujours que le prolongement de la diaclase primitive. Il est presque fermé à sa bouche supérieure par des blocs en clé de voûte, et renferme une magnifique tour de neige, intacte même à la fin de l'été.

La combinaison de cette glacière, de ce souterrain et de cette grande fosse d'effondrement, fait du tessereft Guiril l'un des accidents les plus curieux de la région. Au point de vue biologique, la faune y est également très intéressante : l'*Alpaeus exul* notamment, et sa larve se trouvent dans le passage souterrain, ainsi que *Trechopsis Lapiei*. Plus près de la neige, on recueille des Acariens et deux espèces de Collemboles sauteurs, dont l'une paraît aveugle.



A la différence des cavernes dont chacune, généralement, contient des espèces ou des groupements d'espèces particulières, les tessereft du Haïzer donnent jusqu'ici l'impression d'une faune homogène. Ils ne sont en effet, après tout, que le sous-sol incidemment accessible de ce massif calcaire, et leur continuité, si tant est qu'elle soit réellement interrompue en plein été, est rétablie en tous cas pendant une grande partie de l'année par les masses de neige si longtemps abritées dans les multiples excavations de la chaîne. Il est probable d'ailleurs que pendant l'hiver, l'ensemble de cette faune remonte et se répand

à la surface du sol. La chose est démontrée déjà pour *Trechopsis Lapiei*, *Oreocys Bedeli* et *Paraleptusa praeses*, découverts, précisément, à la fonte des neiges superficielles. Seul, *Alpaeus exul* semble confiné auprès des névés suffisamment abrités pour rester pérennes.

En définitive, les tessereft sont des gîtes d'espèces relictae, contemporaines d'un climat plus humide et plus froid. Situés à l'orée des grottes, ils constituent peut-être l'une des premières étapes de cette pénétration souterraine à laquelle sont astreints les hygrophiles sédentaires dans toute région calcaire en voie d'assèchement.

P. DE PEYERIMHOFF.

244. Grotte des Voleurs.

Située à 300 m. env. de la route du col Saint-Louis, commune de Caudiès-de-Fenouillèdes, canton de Saint-Paul-de-Fenouillet, département des Pyrénées-Orientales, France. — *Altitude :* 650 m. env. — *Roche :* Calcaire liasique ? — *Date :* 5 juillet 1910.

Matériaux : Cheiroptères, Coléoptères, Diptères, Trichoptères, Orthoptères, Myriapodes, Aranéides, Isopodes, Champignons. Parasites des Cheiroptères : Diptères sur Cheiroptère nº 354. — *Numéro :* 354.

Cette grotte n'a pas été encore signalée ; les bergers pourtant utilisent son entrée comme abris par temps d'orage. M. A. Fabre de Caudiès, qui nous l'indiqua, nous aida à l'explorer avec M. Baquier.

A 100 m. env. avant d'arriver au viaduc de la route de Caudiès au Col Saint-Louis, s'amorce un sentier de chèvres, qu'on suit sur 300 m. env. pour arriver à la grotte. L'entrée est une poterne ogivale qui donne accès à un couloir fortement ascendant, d'abord très sec mais devenant à partir du milieu de plus en plus humide. Ce couloir se termine au bout d'une

cinquantaine de m. par une petite chambre dont le plancher est en partie occupé par deux gours remplis par l'eau de suintement. Le reste du plancher de la grotte est par place argileux, mais surtout occupé par des éboulis rocheux.

Au fond, une haute corniche, difficilement praticable, conduit à une niche, dans le plafond de laquelle on aperçoit une cheminée. Comme la grotte est due manifestement à l'activité d'un point d'absorption situé sur le plateau, la cheminée doit prendre de plus en plus la direction de la verticale, ce qui diminue considérablement les chances d'acroître, par cette voie, l'étendue actuellement accessible.

Les incrustations, peu abondantes, sont surtout localisées dans la chambre du fond. On constate un léger courant d'air souflant vers l'entrée.

Température de l'air au fond 14° C ; ce chiffre est sujet à caution, car l'observation a été faite à la fin de notre séjour, après l'action prolongée de plusieurs bougies dans une grotte basse et petite ; il est donc certainement trop haut. Température de l'eau : 10°75 C.

Quelques crottes de Chauves-Souris éparses et quelques débris ligneux sont les seules ressources alimentaires du lieu. Une seule Chauve-Souris a été vue et capturée. Dans la partie sèche et à peine obscure du couloir, des Dolichopodes chassaient sur les parois. Les *Troglophyes Gavoyi Alluaudi* Jeannel furent capturés autour des gours. De très nombreux Némocères grands et petits occupaient les parois depuis l'entrée jusqu'au fond.

Jeannel et Racovitza.

245. Barrenc d'al coll de Sant Lluis.

Situé à moins d'un kilomètre du col de Saint-Louis, à 150 m. à gauche de la route nationale, commune de Caudiès-de-Fenouillède, canton de Saint-Paul-de-Fenouillet, département des Pyrénées-Orientales, France. — *Altitude :* 680 m. env. — *Roche :* Calcaires liasiques? — *Date :* 5 juillet 1910.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Isopodes, Mollusques, Oligochètes, Champignons. — *Numéro :* 355.

Ce « barrenc » inconnu des Spéologistes, mais bien connu des gens du pays, nous fut indiqué aussi par M. A. Fabre de Caudiès, le fidèle compagnon de toutes nos courses dans le Fenouillède. L'entrée est un goufre, de 7 à 8 m. de profondeur, à parois à pic mais pourvues d'aspérités qui permettent la descente sans agrès. On dévale ensuite une pente d'éboulis pour aboutir à un carefour.

A gauche une salle irrégulièrement arrondie, de 15 m. de diamètre env., avec une grande coulée de stalagmite impure, des parois nues, un sol couvert d'éboulis et des suintements abondants.

A droite une nef de 30 m. env. de longueur avec autant de hauteur qui possède dans le plafond un trou rond par où entre le jour et qui paraît s'être formé récemment. Dans le plancher, tout au fond de la nef, s'ouvre un gouffre aussi vaste que celui qui sert d'entrée, mais plus profond et inexploré, dont les parois sont complètement verticales; la chute des pierres permet d'estimer sa profondeur plus de 10 m.

Agitation de l'air nulle. Température de l'air dans la nef 7°5 C.

De nombreux débris de bois jonchent le sol. La faune est riche en individus ; le *Troglophyes Gavoy Alluaudi* Jean. notamment, est représenté par de nombreux exemplaires. Beaucoup de Champignons couvrent les pièces de bois pourris et tous ont le chapeau dirigé vers la lumière et la tige alongée de façon anormale.

Nous reviendrons plus loin (p. 563) sur les grottes de la région de Caudiès ; signalons ici deux avens que nous n'avons pas explorés faute d'agrès et que nous montra M. Fabre.

Barrenc des Gayrottes. Situé à 50 m. de la route du col

Saint-Louis, à 500 m. avant d'arriver au viaduc, commune de Caudiès-de-Fenouillèdes. On voit une dépression à parois verticales de 2 m. de diamètre, sur le plancher de laquelle s'ouvre un puits profond, plus de 10 m. à en juger d'après le temps de chute des pierres.

Barrenc de la Pépinière. Situé au lieu dit La Pépinière, à 10 m. de la route forestière, Forêt des Fanges, commune de Lapradelle-Puilaurens, canton d'Axat, département de l'Aude. Cet aven s'est ouvert brusquement en 1908. Par l'orifice étroit (0 m. 50), on peut estimer sa profondeur à 15 ou 20 m. Le fond est occupé par des éboulis et une galerie s'amorce d'un côté.

JEANNEL et RACOVITZA.

246. Goueil di Her.

(Seconde exploration, voir BIOSPEOLOGICA XVI, p. 86).

Situé à 45 minutes du village, commune d'Arbas, canton d'Aspet, département de la Haute-Garonne, France. — *Altitude :* 480 m. env. — *Roche :* Calcaire liasique. — *Date :* 7 juillet 1910.

Matériaux : Coléoptères, Collemboles, Myriapodes, Isopodes. — *Numéro :* 356.

Nous avons eu la bonne fortune d'être aidés dans l'exploration de cette grotte, comme dans l'exploration des quinzes suivantes (nos 246 à 261), par M. et Mme Ch. Alluaud.

L'un de nous a déjà insisté sur le fait que le Goueil di Her est le lit d'une source intermittente ; l'eau doit avoir une pression hydrostatique considérable, pour surmonter 15 mètres de dénivellation et jaillir avec force par l'orifice qu'elle remplit entièrement comme cela arrive dans les périodes de fortes crues. D'ailleurs, la violence des courants est inscrite sur les parois qui présentent les érosions caractéristiques des eaux tourbillonnantes ; des bancs de graviers se sont formés sur le plan-

cher et des masses argileuses sont collées aux parois. De plus pas de Chauves-Souris, ni de guano, pas de débris ligneux, ni autres ressources alimentaires discernables. Pourtant la faune qui l'habite est assez riche en individus et composée de Troglobies vrais. Ces animaux courent sur les bancs d'argile et surtout sur les blocs rocheux du centre du couloir. Les Isopodes furent trouvés autour des gouttes de stéarine laissées par les visiteurs. Les Coléoptères paraissent poursuivre les Collemboles.

Température de l'air au fond : 8°5 C.

JEANNEL et RACOVITZA.

247. Grotte de Gourgue.

(Seconde exploration, voir BIOSPEOLOGICA XVI, p. 88).

Située près de Goueil di Her, en haut d'un champ, sur la rive droite du ruisseau de Gourgue, commune d'Arbas, canton d'Aspect, département de la Haute-Garonne, France. — *Altitude :* 500 m. env. — *Roche :* Calcaire liasique. — *Date :* 7 juillet 1910.

Matériaux : Coléoptères, Myriapodes, Isopodes, Mollusques. — *Numéro :* **357.**

JEANNEL et RACOVITZA.

248. Grotte de Bacuran.

Située à 100 m. env. derrière la ferme de Bacuran, commune de Montmaurin, canton de Boulogne-sur-Gesse, département de la Haute-Garonne, France. — *Altitude :* 367 m. — *Roche :* Calcaires crétaciques. — *Date :* 8 juillet 1910.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Opilionides, Isopodes, Mollusques. — *Numéro :* **358.**

Cette grotte nous fut signalée par le Dr Cadéac, maire de Boulogne-sur-Gesse, et accompagné du Dr Simon, il nous aida aussi à l'explorer.

L'entrée est une large voûte basse. Par une pente argileuse très raide on pénètre dans une nef elliptique de 45 m. sur 50 m. env., avec 10 m. de hauteur. Du coté de l'entrée, de vastes coulées et au centre quelques bornes stalagmitiques. Le sol est couvert d'une couche épaisse d'éboulis sous laquelle, dans le coin de gauche où s'absorbent les eaux, apparaît de l'argile. Il n'y a pas de flaque d'eau, mais les suintements sont abondants au fond. Vers la fin de l'été la grotte est sèche, mais en hiver les incrustations doivent se former activement puisque de nombreux brins de paille, et même des petites branches d'arbre, sont englobés dans la stalagmite.

L'obscurité n'est complète nulle part. Il n'y a pas d'agitation de l'air. Température de l'air : 10° C.

Cette grotte offre d'abondantes ressources alimentaires, son sol étant couvert de paille et de débris ligneux. Pourtant au fond nous ne trouvâmes que des Diptères et des *Blaniulus*, nombreux il est vrai. Pas de Chauves-Souris ni de guano.

Tous les autres animaux furent pris près de l'entrée.

JEANNEL et RACOVITZA.

249. Grotte du Loup.

Située près de la ville, commune et canton de Lourdes, département des Hautes-Pyrénées, France. — *Altitude :* 409 m. — *Roche :* Calcaires crétaciques. — *Date :* 8 juillet 1910.

Matériaux : Myriapodes. — *Numéro :* 359.

Cette grotte est l'ancien lit d'un ruisseau souterrain. Dès l'entrée on suit un couloir étroit, qui s'étant formé le long d'une faille, est très haut par endroit. Les parois présentent partout les traces du travail de l'eau courante ; elles ont, en coupe, la forme en 8 caractéristique. Le fond de la grotte est formé par un gouffre de 25 m. ou se perdait le ruisseau primitif. Le ruisseau actuel s'amorce à un niveau plus bas que le couloir, il forme un gour sur une corniche du gouffre et réapparaît sous

la falaise qui contient la grotte, près la route d'Omex, dans une galerie accessible sur une longueur de quelques mètres. On entend parfaitement de cette galerie les coups frappés au fond du gouffre.

Les incrustations sont abondantes seulement au fond de la grotte, et elles présentent des formes intéressantes. On observe en effet des stalactites, tantôt isolées tantôt au milieu de groupes de stalactites verticales, dont la partie inférieure est fortement déviée. Toutes les déviations ont lieu dans le même sens. La courbure n'est pas due à la formation d'un bourgeon latéral comme dans les cas cités par PRINZ (**1908**, p. 17 et s.) ; c'est le corps même de la stalactite qui paraît recourbé, comme si l'on avait agi sur une stalactite normale, mais formée d'une substance molle. On remarque aussi des stalactites dont la base et le sommet sont épais et la région moyenne est réduite à une mince baguette.

Cette grotte contenait du guano de Chauve-Souris en abondance. Depuis deux ans elle est aménagée et éclairée à l'électricité ; elle a été soigneusement nettoyée. Aussi les Chauve-Souris, et même les autres cavernicoles ont disparu complètement. Un seul *Blaniulus* fut trouvé dans un petit couloir rempli d'argile.

Grotte d'Artalens-Souin, près du village du même nom, canton d'Argelès, département des Hautes-Pyrénées. Le guide JOANNE recommande à tort sa visite qui manque d'intérêt. Ce n'est pas une grotte, mais une caverne produite par l'éboulement d'énormes rochers calcaires.

JEANNEL et RACOVITZA.

250. Grotte de Betharram.

Située sur la rive gauche de Brosou, communes d'Arthez et d'Asson, canton de Nay (ouest), département des Basses-Pyrénées, France. — *Altitude :* 480 m. env. — *Roche :* Calcaires crétaciques. — *Date :* 10 juillet 1910.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Trichoptères, Perlides, Ephémérides, Thysanoures, Collemboles, Myriapodes, Aranéides Opilionides, Acariens, Isopodes, Amphipodes, Copépodes, Mollusques, Oligochètes, Cryptogames vasculaires, Muscinés, Champignons. — *Numéro :* **360**.

Matériaux recueillis sur les Champignons de la galerie de la rivière : Diptères, Collemboles, Acariens, Nématodes. — *Numéro :* **360 A**.

Matériaux recueillis dans le ruisseau extérieur, à la perte : Amphipodes. — *Numéro :* **360 B**.

Nous avons pu faire nos recherches dans d'excellentes conditions, grâce à la complaisance du propriétaire de cette grotte, M. Léon Ross et à celle du directeur de l'exploitation, M. A. Ziegler. Cette grotte est en effet aménagée et éclairée à l'électricité. Elle fut tellement modifiée par des travaux d'art que, par endroit, il est difficile de reconstituer son aspect primitif. VIRÉ (**1898**) a publié un plan et une description détaillée, entachés d'inexactitudes, en partie relevées par MARTEL (**1901**, p. 44 et **1905**, p. 160). Nous ne pouvons nous étendre ici sur ces questions qui intéressent uniquement le point de vue géographique de la Spéologie ; comme d'habitude, nous allons insister sur le côté œcologique et résumer seulement la conception générale que nous nous faisons de l'ensemble de cet appareil souterrain.

L'entrée ogivale mène par un court couloir dans un complexe de salles et galeries se terminant en cul-de-sac ou formant des boucles ; cette région porte des traces de l'effondrement de la voûte.

Vient ensuite une nef de dimensions considérables, dont le plafond est formé par un joint de stratification, dont le sol accidenté est miné par des avens, et qui se termine par un couloir de plus en plus bas au fond duquel est un puits absorbant rempli d'éboulis. On donne à ce premier étage de la grotte 460 m. de longueur.

Un grand aven de 80 m. de profondeur permet de descendre dans la galerie de la rivière, creusée dans la direction ouest-est et mesurant 2.200 m. env. ; ce lit de rivière constitue le quatrième étage, car deux autres galeries respectivement de 200 et 300 m. sont creusés dans la masse rocheuse intermédiaire.

Un certain nombre de formations karstiques s'observent en amont comme en aval de la grotte. Le fonctionnement de tout ce système peut se concevoir de la façon suivante.

I. — En amont une vallée fermée elliptique, draînée par cinq petits thalwegs secondaires qui se réunissent pour former un ruisseau unique. Le flanc sud, formé par un massif calcaire puissant, présente une structure variolée très caractéristique.

Le ruisseau, alimenté aussi par de grosses sources (probablement en partie des resurgences), se perd dans la paroi ouest de la vallée. Sa température était le 10 juillet de 15° C. C'est lui qui doit réapparaître dans la grotte vue les considérations suivantes.

a. Il n'existe pas d'autres resurgences que les sources de Melat qui communiquent, en partie au moins avec la rivière souterraine, comme l'a démontré MARTEL (**1901**, p. 44).

b. Le ruisseau souterrain et le ruisseau épigé se troublent en même temps et de la même façon, après les pluies.

c. La faune du ruisseau épigé (Ephémères, Perlides, etc.) se retrouve dans le ruisseau souterrain, ce qui est le signe de communications larges et faciles, car ces animaux n'ont pu pénétrer par les étages supérieurs.

d. La température du ruisseau souterrain est de 11°75 C., tandis que celle des eaux d'infiltration est de 10°8 C et celle de l'air de 12° C. Pour expliquer ces températures, il faut admettre l'apport d'eau chaude du ruisseau épigé ; ces eaux se mélangent avec les eaux d'infiltration et produisent en été la température constatée. Par contre, en hiver, les eaux du ruisseau épigé devront refroidir la rivière souterraine. La vérification serait intéressante à faire.

II. — Entre la perte du ruisseau et l'entrée de la grotte

sont alignées une série de dolines dont deux ont 50 m. de diamètre env. Leurs eaux doivent former des affluents de la rivière souterraine.

III. — La rivière souterraine qui coule dans une galerie dirigée de l'ouest à l'est et formée suivant une faille. Par temps de crues, l'écoulement doit être rapide, car partout l'on observe des plages de gravier et des bancs d'argile ravinés. Par place, on rencontre des cloches ou des cheminées où circulent de minuscules affluents de la rivière formés dans les dolines superficielles. La rivière ne parcours pas toute la galerie ; elle se perd après un parcours de 1600 m. et est en train de creuser un 5e étage.

IV. — Les trois étages supérieurs (nous n'avons visités que le premier) sont surtout des cavités d'effondrement dont les matériaux éboulés ont été postérieurement entraînés par les avens de leur plancher dans la rivière. Des ruisselets tombent partout du plafond ; ils ont été aussi des agents actifs du creusement. Comme nous l'avons déjà indiqué, le plafond de la grande nef est formé par un joint de stratification.

V. — Les eaux, d'origine complexe, qui forment la rivière souterraine, réapparaissent en surface par deux au moins des sources de Melat, comme l'a montré Martel à l'aide de la fluorescéine ; il est possible qu'une autre partie de ces eaux se déverse directement, plus bas, dans le lit du Gave.

Les incrustations sont très nombreuses et très variées dans toutes les régions de la grotte ; elles mériteraient d'être étudiées en détail. Les suintements sont abondants partout et les filets d'eaux, les gours, les flaques se rencontrent en beaucoup d'endroits. L'agitation de l'air est, en général, nulle ou faible, mais la grotte est tellement grande qu'à coté de régions ou règne le calme existent des couloirs ou un courant se fait sentir.

La température de l'air est de 12° C aussi bien dans la grande nef du premier étage que dans la galerie de la rivière. L'eau du grand gour du premier étage est à 10°8 C ; l'eau de la rivière à 11°75 C.

On ne voit actuellement ni Chauves-Souris ni guano, mais avec l'aménagement, de grandes quantités de bois ont été introduites ; des reliefs des repas des guides et des visiteurs, ainsi que les excréments humains, fournissent un appoint notable de nourriture aux cavernicoles.

Au premier étage, toutes les régions traversées par les sentiers touristes brillamment éclairés, sont désertes. Cependant les Champignons poussent avec vigueur dans ces régions ; manifestement la lumière électrique leur est favorable. Dans les petites galeries non aménagées, notamment à gauche de l'entrée, on trouve les animaux fort nombreux : Les *Spelæoglomeris* dévorent le bois pourri de compagnie avec les autres Diplopodes ; les *Bathysciola* furent trouvées nombreuses sur les excréments humains.

Les Diptères sont plutôt rares mais se répandent dans toute la grotte, comme les *Laemosthenus*. Les *Typhlobaniulus* ont également envahi toute la grotte ; les pièges (fromage, peau de lapin) les attirent en masse ; ce sont d'ailleurs les animaux les plus abondants.

Comme la grotte est fermée par une porte on n'y rencontre pas de Némocères.

Dans la galerie de la rivière, les constructions en bois des régions éclairées à l'électricité sont couvertes de Champignons variés d'un beau développement. Plus on s'éloigne de la lumière et plus la taille de ces cryptogames diminue et plus leur aspect devient rachitique. De très nombreux Acariens, Collemboles, Nématodes et larves de Diptères habitent ces Champignons.

Dans la rivière, les *Niphargus* sont nombreux partout, mais particulièrement dans les régions non éclairées. Les larves d'Ephémères et les Perlides abondent. Nombreux sont également sur les rives, les Ephémères et les Perlides adultes. Ces Insectes ne se rencontrent pas au premier étage ; ils ont certainement pénétré dans la grotte, à l'état de larves, par la perte du ruisseau épigé. Naturellement, nous n'avons pas retrouvé dans la rivière les animaux anonymes dont parle Viré (1898,

p. 79) et qui « forment des intermédiaires entre les animaux normaux du dehors et les vrais animaux des cavernes ».

Dans la galerie de la rivière, à 20 cm. derrière une ampoule électrique, s'observe sur la paroi rocheuse un gazon bas de petites Capilaires et Hépatiques, d'aspect normal. Nous avons vainement cherché autour d'autres ampoules ou des lampes à arc une végétation semblables.

JEANNEL et RACOVITZA.

251. Grotte des Aigues de Melat.

Située au sud de la ferme de Melat, commune et canton de Saint-Pé, département des Hautes-Pyrénées, France. — *Altitude :* 330 m. env. — *Roche :* Calcaire crétacique. — *Date :* 11 juillet 1910.

Matériaux : Coléoptères, Collemboles, Myriapodes, Isopodes. — *Numéro :* 361.

C'est au pied même du Serat de Lastoupiettes, à 50 m. du chemin qui longe le gave de Pau, que s'ouvre cette grotte, qui n'est que l'ancien lit des sources d'aval décrites plus bas. Actuellement elle fonctionne comme trop-plein après les forts orages, mais on peut suivre l'ancien thalweg depuis l'entrée, où il est en forte pente et couvert de mousses, jusqu'à son embouchure avec le lit du ruisseau actuel.

Par l'entrée ogivale de la grotte, on pénètre dans un couloir qui tourne à gauche et se transforme en une chambre, ornée de quelques incrustations, au fond de laquelle deux boyaux s'amorcent ; celui de gauche a 25 m. de longueur et se termine par un bouchon d'argile ; celui de droite a la même longueur, mais son plancher est couvert de gravier et il se termine par un éboulis qui livre passage à l'eau lorsque le trop-plein fonctionne. Les parois et le sol quoique lavés par les crues sont habités par des Coléoptères, Diplopodes et Trichoniscides.

Les sources de Melat. — De nombreuses sources sortent au

pied du Serat de Lastoupiettes, à droite de la grotte, vers l'aval du gave de Pau, comme à gauche vers l'amont. Ces sources quoique très rapprochées n'ont certainement pas la même origine.

Les sources d'aval, dont trois ont un fort débit, sont des resurgences de la rivière souterraine de Betharram ; elles se troublent en même temps que cette rivière, leur température est de 10°25 C et Martel (**1901**, p. 44) a pu les colorer en jetant de la fluorescéine dans la grotte de Betharram.

Les sources d'amont sont nombreuses, mais seulement deux ont un débit considérable ; elles ne se troublent jamais et leur température est de 9°5 C, ce qui doit être considéré comme la température normale de l'intérieur du massif qu'elles drainent. On a vu, en effet, que les températures de la grotte de Betharram ont subi une élévation anormale due aux eaux du ruisseau épigé qui s'y perd.

Jeannel et Racovitza.

252. Grotte de La Escala.

Située sur la rive droite du Brosou, près le sentier nommé La Escala, commune et canton de Saint-Pé, département des Hautes-Pyrénées, France. — *Altitude :* 580 m. env. — *Roche :* Calcaire crétacique. — *Date :* 11 juillet 1911.

Matériaux : Diptères, Trichoptères, Myriapodes, Aranéides, Oligochètes. — *Numéro :* **362**.

Cette grotte est à 20 minutes de marche de la grotte de Betharram et a une altitude supérieure de 100 m. env. Elle fut explorée pour la première fois par M. A. Ziegler qui nous aida à la visiter.

Par l'entrée arrondie on pénètre dans une série de couloirs étroits et tortueux aboutissant à une première chambre dans le plancher de laquelle s'amorcent plusieurs boyaux ; les uns se terminent en culs-de-sac argileux ou pleins d'éboulis, les

autres conduisent à une seconde chambre très haute de plafond. Le plancher en est percé d'orifices, dont l'un, par un boyau très incliné, nous fit pénétrer dans une nouvelle chambre où s'arrêta notre exploration. La grotte doit continuer avec la même structure, car, en réalité, on a affaire à un aven pourvu de paliers échelonnés.

Si les incrustations sont abondantes par place, il ne manque pas de parois nues et sculptées par les eaux. Le sol est argileux et les suintements peu abondants. Pas de flaques d'eau et pas de courant d'air. La température de l'air est de 9°75 C.

Pas de Chauves-Souris, mais un peu de guano épars ; des débris ligneux rares. D'ailleurs, la faune est pauvre et seul un Blaniulide est abondant.

JEANNEL et RACOVITZA.

253. Grottes du Bedat.

Situées sur le flanc est du Mont Bédat, commune et canton de Bagnères-de-Bigorre, département des Hautes-Pyrénées, France — *Altitude :* 700 m. env. — *Roche :* Calcaires crétaciques. — *Date :* 13 juillet 1910.

Matériaux : Coléoptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Opilionides, Nématodes (Gordiens), Champignons. — *Numéro :* 363.

Nous sommes forcés de faire les plus expresses réserves sur le plan de la grotte du Bédat publié par VIRÉ (1898, p. 24) ; nous ne l'avons pas contrôlé sur place, mais nous l'avons consulté dès notre retour et nous avons constaté ainsi, non sans surprise, qu'il situait les entrées et les diverses parties de la grotte d'une façon tout à fait inexacte.

L'entrée principale de la grotte est un large portail ogival qui s'ouvre au-dessus de la route du Bédat. Une galerie à pente descendante conduit dans une nef à plancher horizontal de 50 m. env. de long sur 20 m. env. de large et 15 m. env. de

haut, suivie d'une autre galerie qui, d'une part s'ouvre à l'extérieur par un trou arrondi, situé à un niveau supérieur à celui de l'entrée principale et, d'autre part, se prolonge par une fente étroite à parois complètement incrustées, à plancher occupé par un gour plein d'eau. Le sol de la seconde galerie est très tourmenté et percé de plusieurs boyaux qui aboutissent à des puits plus ou moins profonds.

A 100 m. env. de l'ouverture principale, et à un niveau un peu inférieur, s'ouvre un troisième orifice, ogival, qui donne accès à un couloir fortement descendant menant à une nef de faibles proportions ; on peut ensuite avancer encore dans un couloir de plus en plus étroit qui probablement communique avec un des puits de la grotte supérieure.

Les éboulements ont dû jouer un grand role dans la formation de ces grandes cavités ; partout d'énormes roches et des éboulis épais couvrent le sol. L'argile n'est à nu que dans la grande nef de l'étage supérieur.

Les incrustations sont bien développées seulement à l'étage inférieur et dans la fente déjà signalée à l'étage supérieur. Les suintements sont abondants par place, mais en général la grotte est sèche.

Entre les deux orifices supérieurs il règne un faible courant d'air, qui ne devient sensible que dans les régions rétrécies ; mais à l'étage inférieur un fort courant se fait sentir.

A l'étage supérieur, la température de l'air est de 9°75 C ; celle de l'eau 9°5 C ; à l'étage inférieur la température de l'air est de 10° C.

Pas de Chauves-Souris ni de guano. En revanche beaucoup de débris ligneux. Les *Aphœnops Leschnaulti* Bonv. ne furent rencontrés que dans la fente incrustée et très humide de l'étage supérieur. M. Alluaud qui visita cette fente trois semaines plus tard, trouva le gour du plancher complètement asséché et les parois à peine humides, aussi les *Aphœnops* avaient disparu.

Les *Typhloblaniulus* pullulent partout, mais les *Speloeoglom-*

meris sont localisés dans la grande nef, autour des débris ligneux dont ils se nourrissent.

JEANNEL et RACOVITZA.

254. Grotte de Castel-Mouly.

Située au pied du flanc est du Mont Castel-Mouly, commune et canton de Bagnères-de-Bigorre, département des Hautes-Pyrénées, France. — *Altitude :* 700 m. env. — *Roche :* Calcaires secondaires. — *Date :* 13 juillet 1910.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Hyménoptères, Trichoptères, Thysanoures, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Palpigrades, Acariens, Isopodes, Oligochètes. — *Numéro :* **364.**

VIRÉ (**1898**, p. 26) décrit très sommairement cette grotte ; il déclare y avoir trouvé un « Anophthalmus (Trechus) cryptycola » (*sic*) dont les yeux ont disparus par non usage et « par contre il s'est développé sur tout le corps et particulièrement *à la place de l'œil,* d'énormes poils tactiles », etc. Ces erreurs de nomenclature et cette mauvaise interprétation des poils caractéristiques du groupe des *Trechus* provient du non-usage des traités élémentaires d'entomologie.

Par l'entrée très basse de cette grotte on pénètre successivement dans les régions suivantes :

Un couloir coudé de 50 m. env. de longueur, à parois incrustées ;

Une nef de 50 m. env. de longueur et 20 m. de hauteur par place, à parois non incrustées, se terminant à un trou pour où il faut passer pour pénétrer dans une petite chambre.

Un boyau qui se bifurque et se termine des deux côtés par des fentes impénétrables.

Le sol est partout couvert d'éboulis ; de grands bancs d'argiles taillées en banquettes longent la paroi du premier couloir. Le suintement est abondant partout. L'agitation de l'air est nulle.

Température de l'air au fond : 10° C.

Pas de Chauves-Souris, ni guano, mais beaucoup de débris

ligneux. Les *Aphœnops Leschnaulti* Bonv. sont nombreux sur les parois stalagmitées du couloir. Les *Typhlobaniulus* pullulent partout. Sous les mottes d'argile, nous avons vu deux *Koenenia* (Palpigrades) et des *Rhagidia* (Acarien).

Jeannel et Racovitza.

255. Grotte du Tuco.

Située presque en face de la grotte de Castel-Mouly, au pied du Mont Tuco, commune et canton de Bagnères-de-Bigorre, département des Hautes-Pyrénées, France. — *Altitude :* 700 m. env. — *Roche :* Calcaires secondaires. — *Date :* 13 juillet 1910.

Matériaux : Coléoptères, Diplopodes. — *Numéro :* **365**.

Une entrée basse donne accès à un couloir de 2 m. qui surplombe de 3 m. une chambre de 15 m. de diamètre env., très humide et très incrustée au fond. Par une fente placée entre deux colonnes stalagmitiques on perçoit le bruit de la chute des gouttes d'eau dans une salle sonore. Le rideau stalagmitique qui en interdit l'entrée paraît fort épais.

Les gens du pays n'ont pas donné de nom à cette grotte.

Grotte de l'Élysée Cottin. Cette grotte est citée par Lucante (**1880**, p. 106). Les gens du pays nous ont dit que sous ce nom on désigne une forte source sortant d'une grotte dans laquelle il n'est pas possible de pénétrer.

Jeannel et Racovitza.

256. Grotte des Judeous.

Située au pied de crête cotée 1128 m. sur la carte de l'Etat-Major 1 : 80.000^e, commune de Banios, canton de Bagnères-de-Bigorre, département des Hautes-Pyrénées, France. — *Altitude:* 1000 m. env. — *Roche :* Calcaires secondaires. — *Date :* 14 juillet 1910.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Trichoptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Chernètes, Mollusques. — *Numéro :* 366.

L'entrée est une vaste arcade donnant accès dans une nef de 50 m. env. de diamètre, éclairée jusqu'au fond. À droite, une courte galerie au fond de laquelle il faut escalader une paroi de 2 m. pour pénétrer dans une seconde nef, haute de plafond, de 100 m. env. de longueur, avec un plancher fortement ascendant occupé à gauche par une grande coulée de stalagmite argileuse molle et à droite par des bancs d'éboulis et d'argile. Quelques niches stalagmitées avec gours remplis d'eau sont creusées dans les parois.

Au fond de la seconde nef, à droite, un couloir débouche dans une chambre très humide, à stalagmites argileux et coulées d'argile ; deux fentes de la paroi du fond donnent sur un gouffre de 10 m. env. de profondeur et de 20 m. env. de diamètre dans lequel nous ne sommes pas descendus.

De nombreux ossements récents couvrent le sol.

Température de l'air au fond : 8°5 C ; de l'eau : 7° C.

Pas de Chauves-Souris, pas de guano et peu de débris ligneux, mais les cadavres de Phryganes et de Némocères sont très abondants. Les *Typhloblaniulus* sont très communs partout ; l'*Aphœnops crypticola* LIND. est assez commun dans la grande nef. *Speleoglommeris* abonde sur le bois pourri couvert de feuilles en décomposition dans la première nef où la lumière pénètre encore.

JEANNEL et RACOVITZA.

257. Grotte de Gerde.

Située à 10 minutes au nord du hameau de Gerde, commune et canton de Bagnères-de-Bigorre, département des Hautes-Pyrénées, France. — *Altitude :* 600 m. env. — *Roche :* Calcaires secondaires. — *Date :* 15 juillet 1910.

Matériaux : Trichoptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Ixodes. — *Numéro :* 367.

Un trou d'homme, s'ouvrant dans un champ, donne accès à trois chambres superposées communiquant par des fentes ou des puits obliques. La longueur totale peut être estimée à 50 m. env. Les incrustations sont fort rares ; en général la paroi est nue ou couverte d'argile. Le sol argileux est en partie couvert d'éboulis. Les suintements sont abondants.

Température de l'air au fond : 10°5 C ; de l'eau 9°75 C.

Cette grotte doit être visitée par les Chauves-Souris, car nombreux sont les débris de gros Coléoptères, reliefs de leurs repas. Les débris ligneux hébergent des *Spelæoglommeris ;* les *Typhloblaniulus* sont très abondants.

Jeannel et Racovitza.

258. Grotte de Campan.

Située sur la rive droite de l'Adour, en face le hameau Cap-de-Lane, commune et canton de Campan, département des Hautes-Pyrénées, France. — *Altitude :* 750 m. env. — *Roche :* Calcaires secondaires. — *Date :* 15 juillet 1910.

Matériaux : Diptères, Thysanoures, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Opilionides, Champignons. — *Numéro :* 368.

L'entrée est un trou d'homme situé à 100 m. env. au-dessus de l'Adour ; elle donne accès à un couloir tortueux, que rétrécissent par place des massifs stalagmitiques ou des éboulis, et qui se termine dans une salle ronde avec plusieurs culs-de-sac latéraux. La longueur totale peut atteindre 130 m. Les parois sont complètement couvertes d'incrustations, mais les stalagmites et les stalactites ont été enlevées. Un très grand massif stalagmitique occupe le milieu de la salle du fond.

Le sol est argileux, l'agitation de l'air est nulle, les suintements sont rares et les flaques d'eau absentes.

Température de l'air : 11°5 C.

Quelques Chauves-Souris se tiennent près de l'entrée, mais il n'y a pas de guano et les débris ligneux sont rares. Les *Typhloblaniulus* et les Collemboles abondent.

JEANNEL et RACOVITZA.

259. Grotte d'Asque.

Située au bord de la route nationale, au niveau des premières maisons d'aval du village, commune d'Asque, canton de La-Barthe-de-Neste, département des Hautes-Pyrénées, France. — *Altitude :* 700 m. env. — *Roche :* Calcaires secondaires. — *Date :* 16 juillet 1910.

Matériaux : Coléoptères, Thysanoures, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Acariens, Isopodes. — *Numéro :* **369**.

Cette très petite grotte, elle a 25 m. env. de longueur totale, est constituée par un couloir de coupe triangulaire, formé le long du joint de stratification d'un banc fortement redressé de calcaires schisteux. Le couloir se termine par un point d'absorption impénétrable. Le fossé de la route se déverse dans la grotte qui souvent doit être complètement inondée, comme le montrent les débris végétaux collés sur les parois.

La lumière pénètre jusqu'au fond où quelques incrustations se sont formées. Le sol est argileux et couvert de pierres.

La faune qui habite cette grotte est formée par des Troglophiles et des Endogés et non par des Troglobies caractérisés.

JEANNEL et RACOVITZA.

260. Grande grotte de Labastide.

(Seconde exploration, voir BIOSPEOLOGICA II, p. 497).

Située sur la rive droite du ruisseau l'Aspugue, commune de Labastide, canton de La-Barthe-de-Neste, département des Hautes-Pyrénées, France. — *Altitude :* 600 m. env. — *Roche :*

Calcaire crétacique inférieur. — *Date* : 16 juillet 1910.

Matériaux : Coléoptères, Collemboles, Myriapodes, Acariens, Mollusques. — *Numéro :* **370**.

La première exploration fut incomplète ; cette fois nous avons parcouru toute l'étendue de cette grotte considérable. D'après le plan de Viré (**1898**, p. 89) elle n'aurait que 210 m. de longueur. Notre impression est, que ce chiffre devra être presque doublé.

De la grande nef de l'entrée, déjà décrite (Jeannel et Racovitza, **1907**, p. 497), on monte par une cheminée encombrée d'éboulis, au fond et à droite, jusqu'au niveau supérieur de la falaise ; on découvre alors une vaste avenue assez sèche, à parois peu incrustées et à sol couvert d'argile. On poursuit par un couloir à sol argileux, plus humide et encombré par place de massifs stalagmitiques. Le couloir devient plus tortueux, on traverse une salle irrégulière, on escalade une pente argileuse, on suit un nouveau couloir et on aboutit à un carrefour dépourvu d'incrustations, occupé en partie par une fosse étendue, de 3 à 4 m. de profondeur, à parois à pic, qui, à droite, possède un point d'absorption en forme d'entonnoir. De l'autre côté de la fosse, s'amorce un couloir que nous n'avons pas suivi.

Les suintements sont très peu abondants, mais vers le fond le sol est couvert de flaques d'eau.

Température de l'air au fond : 9°75 C ; de l'eau 9° C.

Ni Chauves-Souris ni substances alimentaires d'aucune sorte n'existent dans la région supérieure de cette grotte. Aussi les seuls animaux rencontrés furent des *Typhloblaniulus* et des Collemboles, et encore fort rares. Les animaux sont, par contre, nombreux dans la région inférieure où les débris ligneux abondent.

Jeannel et Racovitza.

261. Petite grotte de Labastide.

(Seconde exploration, voir BIOSPEOLOGICA II, p. 498).

Située sur la rive gauche du ruisseau l'Aspugue, commune de Labastide, canton de La-Barthe-de-Neste, département des Hautes-Pyrénées, France. — *Altitude :* 600 m. env. — *Roche :* Calcaire crétacique inférieur. — *Date :* 16 juillet 1910.

Matériaux : Coléoptères, Thysanoures, Collemboles, Myriapodes, Acariens. — *Numéro :* **371.**

Lors de la première visite, en août 1905, l'eau ruisselait de partout et les gours étaient remplis d'eau. Actuellement tout est sec, les gours sont vides et même dans le point d'absorption l'argile est à peine humide; une seule flaque d'eau existait encore.

Température de l'air au fond : 10° C ; de l'eau 9°5 C.

Naturellement l'*Aphaenops crypticola* LIND. avait disparu complètement ; les Coléoptères de ce groupe ne peuvent vivre que sur la stalagmite détrempée. Par contre, sur du bois pourri, *Spelœoglomeris* est rare, et *Typhloblaniulus*, sur l'argile, assez commun.

Ruisseau de l'Aspugue. — Ce ruisseau qui draine tout le bassin fermé de Labastide se perd entre les deux grottes mentionnées plus haut, dans une goule impénétrable. VIRÉ (**1898**, p. 90) pense que les deux grottes représentent l'ancien lit du ruisseau. La chose est possible pour la grande grotte, quoique insuffisamment démontrée. Mais l'hypothèse ne semble pas s'appliquer à la petite grotte, qui nous paraît de formation endogée ; elle joue le rôle d'affluent du ruisseau de l'Aspugue.

JEANNEL et RACOVITZA.

262. Caouno Lloubrego.

Située au lieu-dit Las Couillades, commune de Prugnanes, canton de Saint-Paul-de-Fenouillet, département des Pyrénées-

Orientales, France. — *Altitude :* 750 m. env. — *Roche :* Calcaires secondaires. — *Date :* 12 août 1910.

Matériaux : Coléoptères, Trichoptères, Collemboles, Myriapodes, Opilionides, Acariens, Isopodes, Oligochètes. — *Numéro :* 372.

Cette grotte, ainsi que les deux suivantes, nous ont été signalées par MM. A. Fabre et Baquier de Caudiès, qui nous aidèrent aussi à les explorer.

La grotte s'ouvre par un portail à voûte surbaissée ; on avance dans une galerie sèche jusqu'à un grand massif stalagmitique derrière lequel on suit une avenue, par place large de 12 m., dont le plancher est couvert en partie d'éboulis et de gros rochers ; plusieurs beaux massifs de stalagmitiques se dressent avec une ceinture de gours à leur pied. La direction d'abord nord-nord-est s'incline vers l'ouest, la galerie se rétrécit et finalement se termine par un couloir complètement incrusté.

La longueur totale est de 112 m. auxquels il faut ajouter les 12 m. que mesure un petit couloir qui s'amorce dans la paroi est, près de l'entrée, et un petit aven inexploré qui s'ouvre non loin de là.

Le sol est couvert d'argile mêlée de terre végétale formant par place des aires vaseuses noires. Les suintements sont abondants mais très localisés. Les gours, nombreux autour des massifs stalagmitiques sont la plupart à sec. Quelques flaques se sont formées sur l'argile. L'agitation de l'air est nulle.

Température de l'air au fond : 9° C ; de l'eau : 8°5 C.

Les crottes de Chauves-Souris sont rares, mais les débris ligneux sont abondants. La faune est riche, mais strictement localisée autour des suintements et des gours pleins. Des branchages de buis à moitié immergés étaient couverts de Silphides (*Troglophyes Gavoyi Alluaudi* Jeann.), de Diplopodes et de Collemboles. Autour et à une certaine distance, se tenaient les Opilionides.

Jeannel et Racovitza.

263. Caouno claro.

Située à 50 m. à l'ouest de Caouno Loubrego, commune de Prugnanes, canton de Saint-Paul-de-Fenouillet, département des Pyrénées-Orientales, France. — *Altitude :* 750 m. env. — *Roche :* Calcaires secondaires. — *Date :* 12 août 1910.

Matériaux : Coléoptères, Myriapodes, Aranéides, Isopodes, Mollusques. — *Numéro :* **373**.

Cette grotte est constituée par un couloir tortueux, de 30 m. de longueur.

JEANNEL et RACOVITZA.

264. Caouno del Roc Paradet.

Située à 100 m. env. au nord du Roc Paradet, commune de Prugnanes, canton de Saint-Paul-de-Fenouillet, département des Pyrénées-Orientales, France. — *Altitude :* 900 m. env. — *Roche :* Calcaires secondaires. — *Date :* 12 août 1910.

Matériaux : Coléoptères, Collemboles, Myriapodes, Isopodes, Oligochètes. — *Numéro :* **374**.

Sous ce nom est désigné un aven colmaté par des éboulis, qui s'ouvre brusquement au milieu des broussailles par un beau gouffre rempli de verdure, au pied d'un roc blanc escarpé.

La descente s'effectue sur une pente raide couverte de plantes de la garigue, ensuite, dans la région plus ombreuse, à travers une prairie de Scolopendres, finalement sur un éboulis de gros rochers jusqu'au fond qui n'est pas complètement obscur. A gauche un court couloir conduit dans une salle obscure à sol très incliné et couvert d'éboulis.

La longueur totale est de 60 m. env. et la profondeur de 30 m. env. Les incrustations, rares, sont localisées dans quelques niches latérales. L'air n'est pas agité. Les suintements sont faibles et rares.

Température de l'air au fond : 7°5 C ; de l'eau : 7° C ; à l'extérieur par mistral faible : 18°5 C.

Comme la lumière pénètre jusqu'au fond, les parois sont couvertes de mousse et ensuite d'algues. Un très petit filet d'eau qui tombe du plafond est recueilli dans une auge en bois qu'installèrent des bergers. Cette auge est couverte de Silphides (*Troglophyes Gavoy Alluaudi* Jean.), Diplopodes, Collemboles, Trichoniscides, mais c'est aussi le seul endroit où nous trouvâmes des Troglobies.

Grottes à l'ouest du Roc Paradet. Des bergers nous ont affirmé qu'à l'ouest du Roc Paradet, ils connaissent l'entrée de deux grottes dont ils ignorent la profondeur. Nous n'avons pas pu vérifier leur dire.

Jeannel et Racovitza.

265. Grotte de Las Tours.

Située près le Mas-de-Las-Tours, commune de Portel, canton de Sigean, département de l'Aude, France. — *Altitude :* 30 m. env. — *Roche :* Calcaires secondaires. — *Date :* 13 août 1910.

Matériaux : Isopodes. — *Numéro :* 375.

La grotte s'ouvre, près du pont de la Berre, dans un rocher escarpé, par un trou d'homme. Le boyau dans lequel on pénètre est sec et aboutit à un carrefour dans lequel s'ouvrent deux petites chambres incrustées. Le sol est argileux et les suintements sont très rares.

La dimension totale est de 25 m. env.

Quelques crottes de Chauves-Souris moisies sont éparses sur le sol et les seuls animaux rencontrés furent des Trichoniscides.

La grotte nous a été indiquée par le colonel Frère, de Portel.

On nous signale sur le territoire de la commune de Portel les phénomènes karstiques suivants :

1. — **Aven du Bois de la Pinède ;**

2. — **Aven du Pla del Val ;**

3. — **Grotte du Pla del Val,** à mi-chemin entre le village et le Pla del Val ;

4. — **Source sur le bord de la Berre** qui, d'après la description qu'on nous en fit, doit être une resurgence.

Aucun de ces appareils n'est exploré ; les indigènes ne peuvent fournir aucun renseignement précis sur leur étendue.

JEANNEL et RACOVITZA.

266. Cova de la Fou de Bor.

Située au sud et à proximité de Bor, termino municipal de Belver, partido de La Seo de Urgel, provincia de Lerida, Espagne. — *Altitude :* 1191 m. env. — *Roche :* Calcaires dévoniens. — *Date :* 21 août 1910.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Thysanoures, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Acariens. — *Numéro :* 376.

La grotte s'ouvre à mi-hauteur d'une falaise formée de bancs calcaires d'épaisseur variable. L'entrée en forme de voûte basse donne accès aux cavités suivantes :

Un vestibule clair, continué à gauche par un couloir étroit de 20 m. env. qui se termine dans une chambre. Trois couloirs étroits en partent qui aboutissent à une seconde chambre. Ensuite un boyau étroit de 30 m. env. de longueur qui s'ouvre dans une troisième chambre oblongue. Enfin deux boyaux étroits dont l'un est interrompu par une dale à quelques mètres et dont l'autre n'a pas été exploré complètement ; il est peu probable qu'il s'étende bien loin.

La dimension totale de la grotte peut atteindre 130 m.

Les incrustations recouvrent toutes les parois de la grotte à partir du vestibule ; elles sont très variées et leur formation se poursuit encore activement. Le sol est argileux, mais par place se sont édifiés des gours, notamment autour d'un point

d'absorption placé à l'entrée du boyau étroit. Les suintements sont peu abondants et il n'y a pas de flaques d'eau.

Dans la chambre du fond l'air est calme, mais dans tout le reste de la grotte un courant se fait sentir qui fait vaciller les bougies.

Au fond : thermomètre sec : 9° C ; thermomètre humide : 8°5 C ; baromètre : 668 mm. ; humidité : 93 % (sans corr. de press.).

A l'extérieur : thermomètre sec : 28°8 C ; thermomètre humide : 26°5 C ; humidité : 83 % (avec corr. de press.) (1).

Pas de Chauves-Souris, ni guano, mais quelques débris ligneux et une faune riche en individus. Les Collemboles sont surtout nombreux partout, comme aussi des Diplopodes. De nombreuses toiles d'araignées sont tendues entre les stalagtites.

La Fou de Bor et ses évents. Le massif calcaire qui contient ces phénomènes karstiques est formé de bancs minces, alternant avec des bancs compactes, souvent plissés ou sectionnés par des failles. Les grottes et évents sont, suivant une loi très générale, situés sur le parcours des failles ou dans les axes des plissements. L'appareil hydrologique de la Fou de Bor se compose des parties suivantes :

1° La grotte décrite plus haut qui est la formation la plus ancienne ; elle est due aux infiltrations locales du plateau susjacent et fut ouverte par le ruisseau épigé qui tailla la falaise et creusa le thalweg actuel. Les eaux, peu abondantes, qu'elle draine passent par les points d'absorption de son plancher pour se jeter dans le bassin souterrain de la Fou de Bor actuelle. Elle ne sert plus de trop-plein, contrairement à ce que pense Martel (1897, p. 35) ;

2° Une grotte située plus bas que la précédente et dont l'ori-

(1) L'humidité relative a été calculée au moyen du Tableau IX B. d'Angot (1903, p. 154). La correction de pression n'a pas été faite lorsque *t-t'* est une fraction, car elle est très faible, de quelques dixièmes. Nous distinguons d'ailleurs, par les mots : (sans corr. de press.) et (avec corr. de press.) les chiffres corrigés de ceux qui ne le sont pas.

fice est continué par un thalweg superficiel torrentiel qui va rejoindre la rivière épigée. Du vestibule de la grotte partent deux courts couloirs ; l'un est parcouru par un courant d'air froid qui semble provenir de la grotte supérieure, l'autre sert de lit aux eaux qui sortent de la grotte en temps de crues.

3° Deux et peut-être plusieurs trous impénétrables situés juste au-dessus de la source et qui fonctionnent après les pluies.

4° La source, située à 35 m. env. plus bas que la grotte supérieure, célèbre dans la région pour la limpidité de son eau et l'abondance de son débit. Sa température est de 8°5 C; Martel (1897, p. 31) avait trouvé 9° C. Elle paraît sortir de terre sur une aire assez considérable couverte de rochers moussues. Le massif qu'elle draine actuellement doit être considérable et certainement plus étendu que celui qui était drainé par la grotte supérieure.

On nous a signalé sur le territoire du district municipal de Belver les grottes suivantes :

Cova de las Escaldas à 30 minutes au delà du village de Bellver vers La Seo.

Cova d'Anes, petite. Nous n'avons pas pu avoir des renseignements plus circonstanciés.

Jeannel et Racovitza.

267. Cova de Vinyoles.

Située près du col de Sé, au-dessus du hameau de Vinyoles, termino municipal de Cavá, partido de La Seo, provincia de Lerida, Espagne. — *Altitude :* 1570 m. env. — *Roches :* Calcaires triasiques. — *Date :* 23 août 1910.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Opilionides, Champignons. — *Numéro :* **377.**

Les noms de « Cova dels incantats » et « Cova del Coll de Sé

(ou de Sell?) » sont donnés également à cette grotte par les gens du pays. Elle est d'autre part probablement sinonyme de la « Cueva de Borgunyà » que PUIG Y LARAZ (1896, p. 184) place sur le territoire de la commune voisine de Toloriu. M. Mengel, directeur de l'observatoire de Perpignan, nous aida à l'explorer.

La grotte s'ouvre au bas d'une petite falaise de bancs calcaires qui couronne la montagne située à droite du col de Sé lorsqu'on regarde vers le hameau de Vinyoles. On suit d'abord un couloir sec, puis un boyau assez large devenant de plus en plus humide. Une galerie irrégulière suit, encombrée par place de massifs stalagmitiques, avec une amorce de cheminée au plafond et un court couloir latéral. Puis un court boyau mène a une chambre dans le plancher de laquelle est creusé un puits vertical de 10 m. env. de profondeur. La longueur totale de la grotte atteint 110 m. env.

Dès qu'on a dépassé le premier tiers du premier boyau, apparaissent les incrustations et plus loin toutes les parois en sont tapissées. Le sol formé d'argile mêlée de terre végétale, près de l'entrée, se couvre d'argile pure vers le fond. Les suintements sont abondants ; au fond toutes les parois sont détrempées et de petites flaques se sont formées sur l'argile. Il n'y a pas de courant d'air sensible.

L'origine de la grotte est endogène ; c'est le creusement de la vallée qui lui a procuré son entrée actuelle.

Au fond : thermomètre sec : 9°8C; thermomètre humide : 9°3 C; baromètre : 636 mm. ; humidité : 93°5 %. (sans corr. de press.).

Température de l'air à 40 m. de l'entrée : 11° C ; à l'extérieur : 21°5.

Des crottes de Chauves-Souris éparses et de nombreux débris ligneux jonchent le sol, mais dans la galerie du fond la faune est très pauvre. Par contre, au fond du premier couloir, à 40 m. de l'entrée, *Speonomus Mengeli* JEANN. (Col. Silphide), Collemboles, Aranéides, etc., abondent. A cet endroit, le plafond est mince et laisse filtrer de la terre végétale par les

diaclases ; de plus, la température est plus élevée d'un degré un quart qu'au fond.

Avench de Bexich. Cet aven nous est signalé comme profond et situé dans le village de Bexich (Termino municipal de Vilech).

Avench de Cabana d'en garoba. Serait situé au lieu dit du même nom, dans la gorge qui est au-dessus du village de Bar. Il s'ouvrirait au fond d'une grotte incrustée peu profonde.

JEANNEL et RACOVITZA.

268. Cova d'Ormini.

Située au lieu dit Alqueria de Cellent, termino municipal de Montanisell, partido de La Seo, provincia de Lerida, Espagne. — *Altitude* 1521 m. env. — *Roche :* Calcaire crétacique. — *Date :* 25 août 1910.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Thysanoures, Collemboles, Myriapodes, Acariens, Oligochètes, Champignons. — *Numéro :* 378.

Cette grotte est citée dans PUIG Y LARAZ (1896, p. 183) sous les noms de « Caverna de Bulurmini ó Cueva de Santa Fé », mais en réalité, elle ne s'ouvre pas dans la montagne de Santa-Fé, mais dans celle située en face, nommée Cap de Bou mort. Notre collègue catalan, M. FAURA Y SANZ (1911, p. 363) nous aida à explorer cette grotte, ainsi que les trois suivantes, et publia leur description.

L'entrée de la grotte est un gouffre ovoïde vertical, situé dans un lapiaz typique, conduisant dans une vaste salle claire très incrustée. A droite, un couloir, souvent fort bas, très incrusté, descend à 45° dans une belle nef de 50 m. env. de longueur, avec nombreux massifs stalagmitiques, coulées et incrustations variées et quelques chapelles latérales tapissées de stalagtites. La longueur totale de la grotte mesure 152 m.

Le sol est argileux et couvert d'éboulis. Les suintements sont peu abondants, l'agitation de l'air est nulle.

Au fond : thermomètre sec : 8°3 C ; thermomètre humide : 7°8 C ; baromètre : 636 mm. ; humidité : 93 % (sans corr. de press.).

Les visiteurs utilisent comme éclairage les buissons de la garigue, aussi toutes les parois de la grande salle sont couvertes d'un noir de fumée gras qui doit être nuisible aux animaux, car cette partie de la grotte est presque azoïque. En revanche, le couloir est très habité ; les Collemboles, Thysanoures, Diplopodes, *Perrinia Fonti* Jeann. (Col. Silphides) sont abondants. Il n'y a pas de Chauves-Souris ; pourtant on rencontre de leurs crottes éparses.

Font Bordonera. Sur la route d'Organyá à Montanisell, cette très belle source pérenne sort de terre à 706 m. d'altitude, avec 10°5 C, par de nombreux griffons, au contact des calcaires de Santa-Fé avec les schistes argileux sous-jacents. En temps de sécheresse, les griffons supérieurs cessent de fonctionner successivement de haut en bas, mais la source, utilisée pour l'irrigation, coule toujours abondante.

Font freda. A 45 minutes, vers l'est de la grotte d'Ormini, sur le versant de la montagne de Santa-Fé, jaillit cette source pérenne par 1351 m. env. d'altitude, à 7° 5 C. Cette température paraît normale pour le massif ; en effet, l'air de la grotte d'Ormini voisine est à 8°3 C.

Jeannel et Racovitza.

269. Forat negre.

Située à l'est et près du village, termino municipal de Serradell, partido de Tremp, provincia de Lerida, Espagne. — *Altitude :* 1030 m. env. — *Roche :* Conglomérats tertiaires. — *Date :* 27 août 1910.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Orthoptères, Thysanoures,

Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Isopodes, Champignons. — *Numéro :* 379.

Cette grotte et la suivante nous furent signalées par M. Ceferino Rocafort, le distingué géographe catalan, qui nous aida aussi à les explorer.

Dans la grande falaise qui s'étend à l'est du village est creusé un ravin abrupt, nommé l'Espluguet ; près du sommet de la falaise et sur sa rive droite, on voit l'entrée d'une grande caverne qui est, paraît-il, peu profonde ; à la base de la falaise, mais sur la rive gauche s'ouvre le Forat nègre, ainsi nommé à cause des infiltrations bitumineuses qui ont teinté son entrée en noir.

L'entrée est une ogive très haute et étroite, et la grotte est formée par un couloir légèrement coudé qui se termine par un étroit boyau fortement incrusté. Sa longueur totale est de 75 m. La pente constamment ascendante du plancher et les gours qui y sont parsemés, montrent que la grotte drainait les eaux des massifs environnants avant le creusement du ravin de l'Espluguet.

Les incrustations ne sont abondantes qu'au fond ; le sol est formé d'argile mêlée de terre végétale. Les suintements sont rares, les gours sont à sec et il n'y a pas de flaques d'eau. L'agitation de l'air est nulle.

Au fond : thermomètre sec : 13°8 C ; thermomètre humide : 13° C ; baromètre : 673 mm. ; humidité : 91 % (sans corr. de press.). Extérieur : thermomètre sec : 21°5 C.

La température de la grotte paraît trop élevée pour la région ; la source pérenne de Seradell a 11°5 C. Ce qui explique cette anomalie, c'est le fait que la paroi ouest est parallèle au ravin et par conséquent très mince.

Quelques crottes de Chauves-Souris éparses et des débris ligneux abondants couvrent le sol. On trouve des animaux jusqu'au fond. *Speonomus crypticola* Jeann. (Col. Silphide) est très abondant. A l'entrée se tiennent les Dolychopodes.

Jeannel et Racovitza.

270. Forat la Bou.

Située à l'ouest et près du village, termino municipal de Serradell, partido de Tremp, provincia de Lerida, Espagne. — *Altitude :* 1037 m. env. (1). — *Roche :* Conglomérats tertiaires.

Date : 27 août 1910. — *Matériaux :* Coléoptères, Diptères, Orthoptères, Thysanoures, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Isopodes, Oligochètes, Champignons. — *Numéro :* **380**.

Date : 16 juin 1911. — *Matériaux :* Coléoptères, Diptères, Orthoptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Acariens, Isopodes. — *Numéro :* **446**.

Cette grotte s'ouvre comme la précédente dans la parois est d'un ravin profond. L'entrée est une ogive large et haute. Après un éboulis sec, on rencontre un couloir à pente ascendante, qui possède plusieurs diverticules latéraux et se termine en se bifurquant dans deux boyaux fortement incrustés. Dans le boyau de droite, il y a un beau développement de stalagmites en forme de mousse, de givre et de montmilch. La longueur totale des diverses cavités atteint 154 m.

Le sol est argileux ou en grande partie occupé par des gours. Les incrustations sont nombreuses, et au fond il y a beaucoup de stalagtites blanches et hyalines. Les bornes stalagmitiques et les piliers sont également bien représentés. L'agitation de l'air est nulle. Les suintements étaient faibles le 27 août 1910, les gours étaient vides et il n'y avait pas de flaques d'eau. Le 16 juin 1911, l'eau ruisselait de partout et un bassin de 10 m. de diam. s'était formé vers le fond de la grotte ; on nous a d'ailleurs affirmé que depuis six semaines, il pleuvait tous les jours sur la région.

La grotte sert encore de trop-plein à la source qui jaillit à quelques mètres plus bas que l'entrée, et qui ne tarit que dans les années de grande sécheresse. Mais il est très rare que

(1) Moyenne de deux observations.

l'eau sorte par l'entrée même de la grotte ; l'aspect du sol l'indique bien d'ailleurs. Par les crues moyennes, l'eau s'écoule par un canal rempli d'éboulis qui est un peu plus bas que le sol de l'entrée.

Au fond, le 27 août 1910 : thermomètre sec : 14°8 C ; thermomètre humide : 14°3 C ; baromètre : 673 mm. ; humidité : 94 % (sans corr. de press.).

Au fond, le 16 juin 1911 : thermomètre sec : 13°5 C; thermomètre humide : 13°2 C ; baromètre : 677 mm. ; humidité : 96,5 % (sans corr. de press.) ; température de l'eau : 12°8 C.

Température de la source épigée le 16 juin 1911 : 11°8 C.

Les températures de l'air et de l'eau de cette grotte ne sont pas celles de l'intérieur des massifs qui les contient, température qui est donnée par les sources : 11°5 C à 11°8 C. Comme pour la grotte précédente, il faut chercher la cause du réchauffement dans le peu d'épaisseur de la paroi ouest longeant le ravin, et dans la facilité avec laquelle les eaux superficielles pénètrent dans la grotte. D'autre part, il est certain que la source draine un bassin plus étendu que celui de la grotte, puisque sa température est plus basse que celle des eaux de la caverne.

Une Chauve-Souris a été vue ; les crottes de ces animaux sont nombreuses, mais éparses. Le *Speonomus crypticola* Jeann. (Col. Silphide) fut rencontré en abondance les deux fois et de préférence sur les massifs stalagmitiques.

Falaises et grottes de Serradell. Le conglomérat tertiaire qui compose les massifs entourant Serradell est disposé en bancs peu inclinés, qui à la base sont relativement minces, mais vers le milieu très épais (l'un surtout, presque médian, possède une puissance considérable) ; les bancs minces réapparaissent dans les régions supérieures. Les très nombreuses cavernes de la région se sont formées dans les bancs médians épais, à roche plus compacte.

Les vastes abris-sous-roches, les balmes grandioses, se sont ouverts dans les joints de stratification.

Sur le trajet des failles et des grandes diaclases, se sont entaillées d'une part les étroits ravins ou les cañons et aussi les aiguilles ou les tours et, d'autre part, à la base, se sont creusées les grottes. Mais les grottes comme les tours n'existent que dans les bancs épais, les seuls formant aussi de franches falaises verticales ; quand les bancs supérieurs minces ont persisté, l'érosion a formé des terrasses en escalier.

Les deux grottes que nous avons décrites paraissent être seules à avoir une certaine longueur ; les nombreuses autres cavernes du pays sont ou des baumes ou des grottes peu profondes. Faura y Sans (1911, p. 366) en a cité un certain nombre.

Jeannel et Racovitza.

271. Cova de Toralla.

Situé sur le versant nord de la Serra de Toralla, à l'ouest du village de Toralla, termino municipal de Serradell, partido de Tremp, provincia de Lerida, Espagne. — *Altitude :* 1090 m. env. — *Roche :* Conglomérat tertiaire. — *Date :* 28 août 1910.

Matériaux : Aranéides, Champignons. — *Numéro :* 381.

Cette grotte nous a été signalée par M. C. Rocafort. Elle est creusée dans le banc épais de conglomérats, suivant une faille considérable, mais très près du bord supérieur de la falaise. Par trois orifices, dont l'un considérable, on pénètre dans l'intérieur formé de plusieurs salles assez grandes, séparées par des éboulis formidables. La longueur totale est d'environ 80 m.

La situation de la grotte au sommet de la falaise, explique l'absence complète de suintement et la présence de la fine poussière sèche qui recouvre le plancher. Naturellement on ne rencontre d'incrustations que dans de rares endroits privilégiés. Mais un fort courant d'air parcourt le boyau central qui fait communiquer les deux moitiés de la grotte. Température de l'air au fond : 12°5 C.

Les conditions d'existence sont donc complètement défavorables. Une araignée constitua tout notre butin.

JEANNEL et RACOVITZA.

272. Cova dels Muricets.

Située près de l'entrée amont du Passo de Terradets, sur la rive gauche de la Noguera-Pallaresa, termino municipal de Llimiana, partido de Tremp, provincia de Lerida, Espagne. — *Altitude :* 359 m. env. — *Roche :* Calcaires grèseux crétaciques. — *Date :* 31 août 1910.

Matériaux : Cheiroptères, Coléoptères, Diptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Acariens, Isopodes, Nématodes, Champignons. Parasites des Cheiroptères : Pupipares sur Cheiroptères 382 II ; Acariens sur Cheiroptères 382 I, 382 II. — *Numéro :* **382**.

Cette grotte est connue à Llimiana sous le nom que nous indiquons, qui signifie grotte des Chauves-Souris, et qui est manifestement une déformation locale du vocable castillan « murcielagos ». Notre confrère FAURA Y SANS (**1911**, p. 367) l'a transformé à tort en « Cova del Ratpenat » qui est correct au point de vue du vocabulaire catalan, mais n'est pas employé pour désigner cette grotte. C'est à tort également que FAURA lui donne (avec doute, il est vrai) comme sinonymes deux noms de grottes citées par PUIG Y LARRAZ (**1896**, p. 185 et 186). Car « Cova del Montsech », d'où jaillit par temps de crues un fort courant, désigne manifestement le Forat de l'Or (v. p. 579). De la Cova dels Muricets, il ne peut jaillir pareil courant et il n'en a certainement pas jailli dans la période actuelle comme le montre sa topographie. Et « Cova de les Gralles » serait située sur la rive gauche de la Noguera Ribargozana ; elle n'a rien à voir avec les grottes de la vallée de la Noguera Pallaresa. Il est donc fort probable que la grotte ici décrite n'a jamais encore été signalée.

L'entrée est située à mi-hauteur de la falaise à pic qui forme la rive gauche de l'entrée amont du Passo de Terradets. On y accède par le haut de la falaise en suivant un mauvais sentier de chèvres; à un endroit la corde est utile. La grotte est creusée dans un calcaire très grèseux et friable qui forme dans tout le défilé un banc massif et très épais, et sa forme résulte de l'action d'une faille recoupée par des diaclases transverses.

Par l'entrée ogivale, on pénètre dans un couloir de 30 m. env. de longueur, qui se coude pour aboutir dans une grande salle irrégulière formée suivant une diaclase. Un second étage est constitué par un couloir, entièrement tapissé d'incrustations variées d'une pureté remarquable, qui fait une boucle par-dessus l'entrée de la salle. Ensuite trois boyaux suivant la direction de la faille alternent avec trois salles creusées suivant des diaclases transversales et parallèles à celle qui donna naissance à la grande salle. La longueur totale des cavités atteint 90 m.

Les incrustations n'existent que dans le couloir supérieur déjà mentionné ; partout ailleurs la roche est à nu et présente les traces d'érosion aqueuse ancienne, jusqu'à une grande hauteur. Le sol formé d'argile sableuse montre qu'il n'a pas été remanié depuis fort longtemps. D'ailleurs, aucun thalweg fonctionnel n'est visible à partir de l'entrée de la grotte. Les suintements sont très rares au fond. Dans la grande salle et dans le couloir supérieur, il y a des flaques d'eau. L'agitation de l'air est nulle.

Au fond : thermomètre sec : 16°5 C; t. humide : 15°8; baromètre : 734 ; mm. humidité : 93 % (sans corr. de press.).

La grande salle et le couloir supérieur sont habités par de nombreuses Chauves-Souris ; le sol est couvert de guano. Les *Atheta* grouillent sur les crottes fraîches. Les araignées non fileuses de toile se tiennent autour des tas de guano.

Les salles du fond, beaucoup plus sèches, sont presque azoïques.

JEANNEL et RACOVITZA.

273. El Forat del Or.

Situé à l'entrée aval du Passo de Tarradets, sur la rive gauche de la Noguera Pallaresa, en face le pont d'Ager, termino municipal Llimiana, partido de Tremp, provincia de Lerida, Espagne. — *Altitude :* 334 m. env. — *Roche :* Calcaires crétaciques. — *Date :* 31 août 1910.

Matériaux : Coléoptères, Collemboles, Aranéides, Isopodes Ampipodes. — *Numéro :* 383.

Cette grotte est citée deux fois par Puig y Larraz (1896). Une première fois p. 182, d'après Vidal, sous les noms de « Cueva del Forat del Orp, El Forat del Or, Ojero des Oro » mais placée à tort sur le territoire du termino municipal de Fontllonga, partido de Balaguer. Une seconde fois p. 185, d'après Madoz, sous le nom de « Cueva del Monsech » et correctement attribuée au termino municipal de Llimiana, partido de Tremp. Puig y Larraz déclare hésiter à considérer les deux mentions comme synonymes, vue la distance qui sépare les deux communes. Cette distance est effectivement considérable si l'on considère la situation des villages, mais en réalité, les territoires très étendus de ces communes se touchent et la grotte se trouve près de leur frontière. D'ailleurs, sur la rive gauche de la Noguera il n'y a qu'une seule rivière souterraine intermittente.

Juste en face du pont d'Ager, sur la rive gauche, a 15 m. env. au-dessus du niveau de la rivière, s'ouvrent deux orifices triangulaires creusés dans deux joints de stratification successifs. L'orifice supérieur est plus grand ; il conduit dans une galerie sèche dont le sol ne montre pas de trace récente d'eau courante. L'orifice inférieur est précédé d'un thalweg allant rejoindre la rivière ; la galerie qui y fait suite montre les signes caractéristiques de l'érosion aqueuse actuelle et va rejoindre rapidement la galerie supérieure. A partir de ce carrefour, la galerie s'étend en ligne droite, suivant toujours un joint de stratification et pourvue d'un plancher très incliné, jusqu'à un second carrefour

présentant une vaste fosse de 3 m. de profondeur. De l'autre côté, deux galeries s'amorcent ; l'une à gauche, fortement descendante et courte, l'autre à droite, plus longue et à faible pente. Les deux aboutissent à une nappe d'eau siphonante.

Les incrustations manquent presque complètement, partout les parois inférieures à nu montrent les traces de l'érosion aquatique. Des bancs de sable et de gravier occupent le plancher, mais l'eau ne doit pas atteindre le plafond de la grande galerie, même par les fortes crues. L'agitation de l'air est forte près de l'entrée, mais nulle vers le fond.

Au fond : thermomètre sec : 12°5 C ; thermomètre humide : 12° ; baromètre : 734 mm. ; humidité : 94 % (sans corr. de press.) ; température de l'eau : 11°5 C.

Puig y Larraz (**1896**, p. 186) rapporte que « cuando sopla con fuerza el E., sale por su boca un chorro de más de tres muelas » et tous les gens du pays interrogés nous ont confirmé le fait. Ils ajoutèrent même que lorsque la rivière souterraine coule (et cela arrive plusieurs fois par an et pendant un nombre variable de jours) on est sûr qu'il pleuvra dans le pays !

Il est possible que cette croyance soit née d'une mauvaise interprétation des faits. La topographie de la grotte montre que l'eau doit subir une pression hydrostatique considérable pour pouvoir jaillir par l'entrée. Le vent ne semble pas capable d'exercer semblable pression et d'ailleurs on ne voit pas comment il l'exercerait.

Il est vrai qu'on pourrait imaginer l'explication suivante. La rivière souterraine ne serait qu'une dérivation de la Noguera, qui s'amorcerait dans une des berges de l'aval et seulement quand les eaux seraient très hautes. Il est exact que les pluies sont amenées surtout par le vent d'est, qui naturellement commence par condenser ses vapeurs d'abord dans la haute montagne ; les pluies tombées dans le haut de la vallée, du côté de la Pobla par exemple, gonflent la rivière, qui amorce sa dérivation ; la rivière souterraine coule donc avant qu'il ne

pleuve sur le Montsech, et cet écoulement annonce la pluie au lieu de succéder à celle-ci.

La température de 11°5 C que nous avons constatée pour l'eau souterraine est normale pour les grottes de la région et bien inférieure à l'eau de la Noguera ; mais on peut retorquer à l'objection tirée de ce fait que la dérivation n'étant pas amorcée, nous avions affaire à une eau soumise depuis longtemps à l'unique influence de la température interne du massif.

Nous devons néanmoins avouer que nos observations sommaires sur la topographie de la région et sur celle de la grotte, ne nous permettent ni de nier ni d'affirmer semblable dérivation. Si les observations des gens du pays sont exactes, il y a là un problème hydrologique intéressant que nous recommandons à nos confrères.

Les Chauves-Souris manquent, mais on trouve de leurs crottes éparses autour desquelles s'assemblent les animaux, assez nombreux encore pour une grotte souvent inondée. Les Aranéides se tiennent seulement dans les parties hautes non atteintes par les crues, mais le *Speonomus puncticollis* JEANN. (Col. Silphide) se rencontre jusque sur le bord des nappes aqueuses du fond.

El Forat de Costerobles est un aven profond de 25 « canas » de cordes, qui serait situé sur le versant nord du Montsech, en face Llimiana, sur le territoire de cette commune.

Dans le Montsech d'Ares, on nous a signalé un certain nombre de grottes dont nous donnons ci-dessus l'énumération, sans pouvoir malheureusement fournir beaucoup de renseignements à leur sujet.

Cova dels Sants, territoire de Ametlla, à une demi-heure au nord du village. L'entrée est petite, mais on pénètre ensuite dans une grande chambre qui n'est pas tout à fait obscure.

Cova de Castells a une demi-heure au nord d'Ametlla.

Cova del Arxipreste, territoire d'Ametlla, à une heure du village, à mi-hauteur du Montsech ; serait grande.

Cova de Cucura, territoire d'Ager, près d'un hermitage ; doit être un aven.

Cova negra de Ager, non loin de la précédente. Est citée dans Puig y Larraz (**1896**, p. 181).

Cova Colomera sur le territoire de Corsá, serait une vaste caverne claire à deux étages.

Avench de Fontdepou, près de la route qui traverse ce village ; serait vertical et très profond.

Toutes ces grottes se trouvent sur le termino municipal d'Ager, partido de Balaguer, provincia de Lerida.

Jeannel et Racovitza.

274. Cova negra de Tragô.

Située sur la rive gauche de la Noguera Ribargozana, au lieudit Canellas, termino municipal Tragó de Noguera, partido de Balaguer, provincia de Lerida, Espagne. — *Altitude :* 494 m. env. — *Roche :* Calcaires crétaciques. — *Date :* 2 septembre 1910.

Matériaux : Coléoptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides. — *Numéro :* **384**.

On trouve la description de cette grotte, d'après Vidal, dans Puig y Larraz (**1896**, p. 182). Dans le pays on l'appelle aussi Cova del Guano ; le guano de Chauve-Souris qu'elle contient a même été exploité.

Elle s'ouvre à 130 m. (Vidal dit 75 m.) au-dessus du niveau de la rivière, dans la falaise que forme la Serra de Blancafort à l'entrée aval des gorges de la Noguera, à une heure et demie du village.

La vaste entrée est comme d'habitude sur l'emplacement d'une faille considérable ; elle a dû être double, mais des éboulements ont détruits les planchers. Une grande galerie fait suite, qui sur 50 m. environ est sèche ; son plancher est couvert d'épaisses couches de poussière. Ensuite, il y a une bifurcation ;

une galerie sèche de 150 m. (d'après Vidal) d'une part et une galerie de 400 m. (d'après Vidal) d'autre part. La galerie plus longue devient plus humide vers le fond ; elle est très haute, étroite, mais par place s'élargit en salles oblongues.

Le milieu est seul incrusté sur 150 m. environ ; les coulées, les massifs, les enduits stalagmitiques abondent. Le sol est formé d'argile mêlée de vieux guano. Les suintements sont peu nombreux. L'agitation de l'air est nulle.

Au fond : thermomètre sec : 13° C ; thermomètre humide : 13° C ; baromètre : 730,4 mm. ; humidité : 100 % ; température de l'eau : 12°5 C.

De nombreuses Chauves-Souris ont dû fréquenter cette grotte, car l'on rencontre de nombreux bancs de guano ancien. Actuellement les crottes fraîches éparses sont fréquentes partout, mais on ne voit pas de grands bancs en formation.

Speonomus troglodytes Jeann. (Col. Silphides) habite tout le fond de la grotte en masses considérables ; on en voit de fortes troupes autour des crottes fraîches. Par contre les autres animaux sont rares.

Un grand nombre de sources jaillissent au pied de la falaise qui contient la Cova negra ; l'une d'elles a un très fort débit. La température varie de 15°5 C à 15°7 C. L'eau de la rivière était à 16°5 C.

Jeannel et Racovitza.

275. Cova fonda de Tragó.

Située presque au sommet de la falaise qui forme le Mont de Vi, au-dessus du village, termino municipal Tragó de Noguera, partido de Balaguer, provincia de Lerida, Espagne. — *Altitude :* 879 m. env. — *Roche :* Calcaires crétaciques. — *Date :* 2 septembre 1910.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Trichoptères, Copéognathes, Thysanoures, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Isopodes. — *Numéro :* 385.

Il faut une heure et demie pour atteindre la grotte, du village. Par l'entrée ogivale, on pénètre dans un court couloir clair au fond duquel est un trou d'homme qu'il faut passer ; ensuite un court boyau s'ouvre dans une haute galerie très accidentée, car toute la grotte s'est formée suivant les joints de bancs très redressés. On descend ensuite une paroi presque verticale (corde utile) et la galerie se poursuit en longeant une fente (inexplorée) qui paraît profonde de 5 à 6 m.

La galerie suit toujours des joints de stratification ; par place des cloches très hautes se sont formées au plafond ; finalement on parcourt deux galeries jumelles réunies par une grande salle. Dans cette région finale les marmites et les trous ronds a bords tranchants, qui proviennent de leur érosion, abondent. La longueur totale de la grotte atteint 150 m.

Les incrustations sont abondantes et variées partout. Le sol est formé d'argile pure ou mélangée de guano ancien. De rares suintements sur les parois, et pas de flaques d'eau. Le fond de la grotte paraît plus sec encore, l'argile en poussière et les incrustations prennent l'aspect crayeux. L'agitation de l'air est nulle.

Au fond : thermomètre sec : 15°5 C ; thermomètre humide : 15° ; baromètre : 730,4 mm. ; humidité : 94,5 % (sans corr. de press.).

On voit voler de rares Chauves-Souris ; il y a beaucoup de crottes éparses, mais pas de guano frais en bancs ; par contre, pas mal de vieux guano fréquenté par les Diplopodes. Assez nombreux sont les *Speonomus troglodytes angustior* JEANN. (Col. Silphides). Près de l'entrée, mais dans l'obscurité complète, de grosses *Meta* surveillaient des cocons volumineux et sphériques.

Grottes du Mont de Vi. On voit plusieurs orifices de grottes sur cette montagne, mais les gens du pays nous ont assuré que toutes les cavernes du Mont de Vi sont claires et peu profondes. La seule qui fasse exception est la Cova fonda.

JEANNEL et RACOVITZA.

276. Cova del Lladre.

Située dans le Monroig, hameau de Villanova de Abellanes, termino municipal de Abellanes, partido de Balaguer, provincia de Lerida, Espagne. — *Altitude :* 625 m. env. — *Roche :* Calcaire crétacique. — *Date :* 4 septembre 1910.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Thysanoures, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Isopodes. — *Numéro :* 386.

Cette grotte porte aussi le nom de Cova del Pastor, un berger ayant été trouvé assassiné dans le couloir d'entrée. Après avoir parcouru un court couloir clair, on passe par un trou étroit dans un court couloir qui donne, à droite dans une petite chambre sèche dont le plancher argileux est percé de nombreux terriers de lapin, et à gauche dans deux chambres en enfilade, humides, entièrement incrustées, qui se terminent par une fente étroite. La longueur totale atteint 30 m. env.

Le sol est argileux, il n'y a pas de flaques d'eau et l'agitation de l'air est nulle.

Température de l'air au fond : 16° C.

De grands Trichoniscides et des Collemboles courent sur la stalagmite, au fond. *Speonomus latrunculus* Jeann. (Col Silphide) est commun dans la région moyenne de la grotte. Les Araignées furent capturées sur des toiles lâches, tissées entre les stalactites.

Jeannel et Racovitza.

277. Cova del Tabaco.

Située à l'extrémité orientale du Monroig, territoire et termino municipal de Camarasa, partido de Balaguer, provincia de Lerida, Espagne. — *Altitude :* 605 m. env. — *Roches :* Calcaires crétaciques. — *Date :* 5 septembre 1910.

Matériaux : Coléoptères, Thysanoures, Myriapodes, Aranéides, Champignons. — *Numéro :* 387.

Cette grotte est bien connue depuis que Vidal y a découvert une riche station préhistorique. Puig y Larraz (**1896**, p. 179) pour des raisons linguistiques préfère lui réserver le nom de « Cova del Tabach ». Nous n'adoptons pas sa manière de voir, parce que dans le pays tout le monde l'appelle « Cova del Tabaco » ; l'usage local doit toujours prévaloir sur toutes autres considérations dans les questions de toponimie.

L'entrée est une voûte majestueuse qui donne accès dans une vaste caverne claire, vestibule séparé de la grotte obscure par une belle arcade ; derrière celle-ci s'étend d'une seule venue une vaste nef rectiligne à sol argileux troué par les fouilles et l'exploitation du guano. Ensuite il n'y a plus à parcourir que des cavités irrégulières plus petites, pour aboutir au fond de la caverne. Le gros bouchon argileux auquel on se heurte pourrait bien avoir comme origine la présence d'un point d'absorption du plateau venant déboucher à cet endroit.

Le plafond de la grande nef est pourvu de cloches ou logent des Chauves-Souris. Il n'y a pas de suintements, le sol est sec, et l'agitation de l'air est nulle.

A l'autre extrémité de la nef, celle qui est près de l'entrée, il y a une petite chapelle très incrustée pourvue d'un trou très étroit qui donne accès dans une petite chambre entièrement couverte d'incrustations et qui n'est pas mentionnée par Puig y Larraz. Dans le pays, on la nomme la sacristie. Elle a des gours sur le plancher, des suintements abondants et son atmosphère est calme.

Vidal donne comme longueur totale a cette grotte 260 m. ; nous, qui l'avons bien parcourue en entier quoique Faura y Sans (**1911**, p. 370) pense le contraire, nous n'avons trouvé que 180 m. env. mesurés au pas.

Température au fond de la nef : 15° C ; dans la sacristie : 14°5 C.

La grande sécheresse qui règne dans la grande nef est due d'abord à la situation de la grotte près du sommet de la falaise et ensuite à la grandeur de l'entrée qui permet un échange trop

facile entre l'air extérieur et l'atmosphère intérieure. Les crottes fraîches des nombreuses Chauves-Souris qui habitent la grande nef dessèchent immédiatement. Notre unique butin furent quelques *Lithobius* non cavernicoles.

Par contre dans la sacristie, qui présente des conditions d'existence plus favorables, les Troglobies sont assez abondants, notamment le *Speonomites nitens* Jeann. (Col. Silphides).

Forat bufador de la Cova del Tabaco, près de l'entrée de cette grotte, c'est un aven vertical, profond, formé sur le trajet d'une faille, d'où il sort, paraît-il, de la vapeur en hiver.

L'aspect du vaste massif calcaire du Monroig paraît plein de promesses pour le Spéologiste ; les phénomènes karstiques superficiels sont bien développés et plusieurs orifices de cavernes se voient de loin. En réalité, la seule grande grotte actuellement connue est la Cova del Tabaco ; tous les autres orifices ne donnent accès qu'à des couloirs très courts, à des baumes ou des abris sous roche. Nous allons néanmoins transcrire ici les notes recueillies pendant notre voyage pour éviter aux confrères des courses inutiles.

Cova de l'Escaleta, au milieu du paso de l'Escaleta, cheminée praticable qui conduit directement du bord du rio Segré à la Cova del Tabaco, paraît être un aven profond encombré d'éboulis entre lesquels il faut se faufiler ; est très sec et poussiéreux.

Toutes les grottes suivantes sont situées sur la propriété de Monroig, immense comme étendue, mais ne rapportant presque rien à son propriétaire ; elles sont, sauf la dernière, situées près le sommet des falaises.

Cova del Grau. C'est un très vaste abri sous roche.

Cova Foradada. C'est un tunnel naturel traversant un grand éperon rocheux.

Cova Buixet. C'est un abri sous roche.

Cova de la Monja, citée par Puig y Larraz (1896, p. 180).

C'est un très vaste abri sous roche avec, au fond, un couloir clair de 5 à 6 m.

Cova del Coll del Sastre, citée par PUIG Y LARRAZ (**1896**, p. 180) sous le nom de « Cova del Sastre ». C'est un très vaste abri sous roche.

Cova falcilla. Ce serait un petit tunnel traversé par le ruisseau du moulin de Monroig.

D'autres grottes nous ont été signalées autour du Monroig ; nous allons résumer ici les quelques renseignements que nous avons pu obtenir à leur sujet. Toutes sont situées dans le partido de Balaguer.

Cova gran serait un immense abri sous roche, pouvant abriter des milliers de moutons, situé sur le territoire de Santa-Lynia.

Cova-Casa de Masana, termino municipal de Fontlonga, près du hameau de Masana ; dans cette grotte vaste, mais très peu profonde, on a construit une maison a deux étages. Il est probable que la « Cova de l'Aigua », citée par PUIG Y LARRAZ (**1896**, p. 181) d'après Vidal, n'est qu'un synonyme.

Grottes de San Lorenzo de Mongay. Sur le territoire de ce hameau qui fait partie du termino municipal de Camarasa, dans le Barranco fuendo, on voit un très grand nombre d'orifices de cavernes. On nous a assuré qu'aucune n'est profonde.

Avench de San Jordi sur le territoire de Camarasa. C'est un aven de 30 m. de profondeur au moins. PUIG Y LARRAZ (**1896**, p. 181) en disant, d'après Madoz, qu'il en sort un courant d'air, semble l'avoir confondu avec le suivant.

Forat bufador de San Jordi, trou étroit, pas très loin du précédent, d'où il sort de la vapeur en hiver.

JEANNEL et RACOVITZA.

278. Cova del Gel.

Située sur le versant nord du Montsech de Rubies, sous la

pointe la plus élevée, termino municipal de Llimiana, partido de Tremp, provincia de Lerida, Espagne. — *Altitude :* 1344 m. env. — *Roche :* Calcaire crétacique. — *Date :* 7 septembre 1910.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Collemboles, Myriapodes, Oligochètes. — *Numéro :* 388.

Il est plus facile d'arriver à cette grotte par Villanova-de-Meya ; un bon sentier passant par le Pas Nou vous mène en 3 h. ½ à la limite supérieure de la forêt et à 30 minutes du ravin puissant à la source duquel se trouve la grotte. Une marche de flanc sur une pente de 45°, puis une glissade dans le ravin, vous amène devant l'énorme voûte qui sert d'entrée. Il faut desdre un éboulì à ciel ouvert, formé des débris d'une partie de la voûte, qui devait clore primitivement et presque complètement cette caverne ; c'est l'approfondissement du ravin qui a dû occasionner l'effondrement de sa partie antérieure. Sous la haute voûte, s'étend un vestibule clair, colonisé par les plantes vertes, de 60 m. env. de diamètre, limité au fond par une bordure rectiligne d'éboulis qui, de loin, ressemble à un mur en ruines. Derrière, la grotte s'étend dans un joint de stratification très incliné ; des éboulis délimitent de petites salles, mais, en réalité, toute la grotte n'est qu'une fente unique, entre deux bancs, se rétrécissant de plus en plus. La longueur totale peut atteindre 150 m. et la profondeur 80 m. env.

Le sol est ou rocheux ou couvert d'éboulis ; on ne trouve que fort peu d'endroits argileux. Les incrustations sont d'une blancheur d'albâtre, mais elles sont localisées en certains endroits favorables. Dans la partie basse du fond, le plafond est entièrement recouvert de beaux cristaux de calcite. Dans toute la grotte d'ailleurs ces cristaux prennent un développement inusité.

Des oolithes se forment activement en un endroit. Dans une cuvette rocheuse très plate, sont rassemblés des débris rocheux divers, depuis le fin grain de sable jusqu'aux débris anguleux de 6 à 8 mm. ; des gouttes d'eau tombant du plafond

très haut les remuent constamment et, petit à petit, les enrobent dans de la stalagmite. On trouve en effet des oolithes à tous les stades de l'enrobage ; les sphériques ont d'ailleurs la structure classique par couches concentriques. L'oolithe peut donc se former ailleurs que dans l'eau courante ou jaillissante ; pour qu'elle prenne naissance, il suffit qu'un support (petit grain de nature quelconque) en mouvement soit mis en contact avec de l'eau incrustante. Nous reviendrons à une autre occasion sur ce sujet.

Les suintements sont très rares ; il n'y a pas de flaques d'eau. Les roches sont à peine humides. L'agitation de l'air est nulle.

Dans le vestibule, un maigre filet d'eau tombant du plafond est recueilli dans une auge, par les bergers. Un éboulement tombé devant une niche du vestibule (à droite) a formé une sorte de petite grotte obscure, humide et incrustée.

Au fond : thermomètre sec : 1°8 C ; thermomètre humide : 1°3 C ; baromètre : 654 mm. ; humidité : 91,2 %. (avec corr. de press.).

Température de l'air de la petite salle du vestibule : 4°5 C ; de l'eau du vestibule : 4°5 C.

Ces températures sont très basses ; nous avons d'ailleurs affaire à une glacière naturelle, car on est unanime dans le pays pour affirmer que jusqu'au mois de juillet, au moins, on trouve de la glace dans cette grotte, soit sous forme de bancs sur le plancher, soit sous forme de stalactites suspendues au plafond. La topographie de la grotte explique facilement ce fait ; l'air froid emmagasiné en hiver ne peut s'échapper et l'eau d'infiltration se conserve à l'état solide jusqu'à ce que la chaleur estivale ait pu pénétrer jusqu'au fond de la grotte par diffusion, ce qui n'arrive qu'en automne.

Nous avons vu partout des crottes de Chauves-Souris éparses et des débris ligneux, mais pas un seul être vivant. Mais dans la petite salle du vestibule, nous avons trouvé une maigre faune dont *Speonomus puncticollis* JEANN. (Col. Silphides) ; il est vrai

que la température y était plus élevée et surtout qu'il y avait du suintement assez abondant.

Jeannel et Racovitza.

279. Cova fosca de Villanova.

Située à l'est du village, termino municipal de Villanova de Meya, partido de Balaguer, provincia de Lerida, Espagne. — *Altitude :* 894 m. — *Roche :* Calcaire crétacique. — *Date :* 8 septembre 1910.

Matériaux : Coléoptères, Hymenoptères, Trichoptères, Thysanoures, Collemboles, Aranéides, Acariens, Mollusques. — *Numéro :* 389.

Il faut une heure de marche du village pour atteindre cette grotte s'ouvrant dans un garrigue près d'un chemin muletier. Entrée triangulaire ; couloir clair et sec formant vestibule avec, au fond, un trou étroit par où l'on se glisse dans un boyau donnant sur un carrefour, d'où partent deux autres boyaux d'une dizaine de m. de longueur, terminés par un point d'absorption colmaté.

Sol couvert d'éboulis, avec quelques parties argileuses. Incrustations rares et localisées. Suintements peu abondants. Agitation de l'air nulle.

Température de l'air au fond : 13°25.

Des crottes de lapin, de rat et des débris ligneux partout. Animaux nombreux, dont *Speonomites velox* Jeann (Col. Silphides). Sur des toiles habitées par une petite Araignée de nombreuses élitres du *Speonomites*.

Caran de Meya. C'est un aven, très profond paraît-il, situé près de la chapelle qui se voit, au nord de Villanova, perchée sur un éperon rocheux.

Cova de la font de Meya. C'est une petite grotte claire qui s'ouvre près d'une source, à 500 m. du village.

Grottes de Hostalet. Plusieurs cavernes claires existent au lieu-dit Hostalet.

Grottes du Pas nou. Dans les parages de ce défilé, s'ouvrent dans les falaises plusieurs cavernes. Les accessibles sont claires ; il y en a aussi d'inexplorées parcequ'inaccessibles.

JEANNEL et RACOVITZA.

280. Coves de Rialp.

Située sur la rive droite du rio Freser, près des mines de Queralps, termino municipal de Ribas, partido de Puigcerda, provincia de Gerona, Espagne. — *Altitude :* ? — *Roche :* Calcaires cristallins primaires. — *Date :* 14 août 1910.

Matériaux : Coléoptères, Myriapodes, Aranéides, Opilionides. — *Numéro :* **390.**

Ces grottes portent aussi le nom de Coves de Queralp ; PUIG Y LARRAZ (**1896**, p. 131) les citent sous le nom de « Coves de Rial ». Une très grande baume claire de 38 m. de large forme vestibule ; à droite, jaillit une source et au fond se trouve la véritable entrée des grottes. On suit d'abord un couloir orné de belles colonnes jusqu'à un carrefour ; à droite, un couloir incrusté avec des flaques d'eau sur le plancher fortement descendant ; à gauche, une longue galerie pourvue de magnifiques concrétions d'un blanc pur, sur laquelle vient se greffer un couloir à plancher descendant. La galerie principale possède vers son milieu un lac de 20 m. de longueur.

La longueur totale de la grotte atteint 170 m., avec une hauteur de plafond de 5 à 8 m.

Les incrustations sont aussi nombreuses que variées ; leur blancheur est remarquable. Les suintements sont abondants partout.

Les insectes sont surtout nombreux au fond de la galerie principale. *Speonomus Delarouzeei catalonicus* JEANN. est très abondant, mais *Perriniella Faurai* JEANN. (Col. Silphides)

plus rare. Dans la partie faiblement éclairée de l'entrée, les plantes inférieures vertes ont acquis un beau développement.

M. Faura y Sans.

281. Cova de San Miquel del Fay.

Située près de la chapelle du même nom, sur le territoire de Riells, termino municipal de Bigas, partido de Granollers, provincia de Barcelona, Espagne. — *Altitude :* ? — *Roche :* Tufs quaternaires. — *Date :* 5 juillet 1910.

Matériaux : Diptères, Trichoptères, Aranéides, Amphipodes. — *Numéro :* **391**.

Cette grotte, qui porte aussi le nom de « Cova fosca », fut décrite par de nombreux naturalistes que j'ai cités autre part (**1911**, p. 355). Elle est constituée par une galerie de 28 m. creusée dans les calcaires éocènes et close par les dépôts de tufs dus aux infiltrations de la grande cascade du rio Tenes. Les incrustations sont nombreuses ; de beaux stalactites pendent du plafond. Les suintements sont abondants et même, au fond, il y a une nappe d'eau pérenne.

Les Gammarides transparents sont très abondants dans la vase des flaques d'eau. Les Némocères sont très communes sur les parois.

M. Faura y Sans.

282. Grutes de Capellades.

Situées près du village, sous la cascade, termino municipal de Capellades, partido de Igualada, provincia de Barcelona, Espagne. — *Altitude :* ? — *Roche :* Tuf quaternaire. — *Date :* 21 juillet 1910.

Matériaux : Isopodes. — *Numéro :* **392**.

Ce sont des cavités assez obscures, mais petites, pourvues

de quelques stalagtites. Une importante station préhistorique se trouve dans l' « Abrich Romani » situé non loin ; j'en rends compte autre part (**1911**, p. 358).

M. Faura y Sans.

283. Cueva de Quintanal.

Située à 800 m. au nord du village de Quintanal, dans le termino municipal de Balmori, partido de Llanes, provincia de Oviedo, Espagne. — *Altitude :* ? — *Roche :* Calcaires carbonifères. — *Date :* 18 juillet 1910.

Matériaux : Coléoptères, Collemboles, Isopodes. — *Numéro :* **393**.

Le village de Quintanal se trouve entre Posada et Celorio sur la grande route de Torrelavega à Oviedo. Il existe là une large dépression dominée au nord par un petit plateau surélevé d'une vingtaine de m. et c'est dans la falaise ainsi formée que s'ouvrent plusieurs grottes.

L'ouverture la plus orientale correspond à une grotte à dessins, très sèche, dans laquelle il ne semble pas exister de faune cavernicole.

Au centre, est un orifice en soupirail inexploré.

A l'ouest enfin, s'ouvre la grotte principale par deux portails larges chacun de 5 à 6 m. Le portail de gauche donne accès à un couloir sec, long d'une quarantaine de mètres environ. Celui de droite, situé à un niveau un peu supérieur, correspond à une galerie humide, d'une centaine de mètres de longueur, stalagmitée, vers le milieu de laquelle se branche une autre galerie en communication probable avec la partie gauche de la grotte. Les animaux ont été recueillis sur les débris végétaux dant les parties humides de la galerie de droite. Il y avait là en particulier deux espèces de Coléoptères *Bathysciinae : Speocharis occidentalis* Jeann. et *Breuilia triangulum* Sharp.

H. Breuil.

284. Première grotte de Mazaculos.

Située dans le vallon même qui aboutit à la plage de La Franca, à 150 m. de la grande route, dans le termino municipal de Pimiango, partido de Llanes, provincia de Oviedo, Espagne. — *Altitude :* 20 m. env. — *Roche :* Calcaire carbonifère. — *Date :* 18 juillet 1910.

Matériaux : Opilionides. — *Numéro :* 394.

Cette grotte, qui s'ouvre à l'ouest, renferme des peintures préhistoriques. C'est une vaste salle longue d'une cinquantaine de m., large de 10 à 20 m., en pente descendante vers le fond. Un étroit boyau s'en détache à gauche. Les parois sont stalagmitées. Les Opilionides recueillis se tenaient en grand nombre sur les parois de la grande salle dans les parties faiblement éclairées.

H. Breuil.

285. Seconde grotte de Mazaculos.

Située dans le voisinage de la précédente, mais sur l'autre versant de la même colline, termino municipal de Pimiango, partido de Llanes, provincia de Oviedo, Espagne. — *Altitude :* 25 m. env. — *Roche :* Calcaire carbonifère. — *Date :* 19 juillet 1910.

Matériaux : Coléoptères, Thysanoures, Myriapodes, Aranéides, Isopodes. — *Numéro :* 395.

L'entrée de cette grotte fait face à l'est. On accède dans un vestibule à voûte élevée, sec et éclairé, d'où partent deux galeries. La galerie de droite au bout d'une trentaine de m., descend en pente rapide et devient très basse de plafond ; elle n'a pas été suivie jusqu'au fond car cela nécessiterait des échelles. La galerie de gauche au contraire, aboutit au bout de 100 m. env. à deux petites salles arrondies et humides

où ont été recueillis quelques Aranéides. Des larves de Coléoptères (larves d'*Antisphodrus Fairmairei* Schauf. et larves de *Breuilia*, probablement du *B. triangulum* Sharp) ont été recueillis dans la galerie de gauche sous des déjections d'oiseaux.

H. Breuil.

286. Cueva de la Castaneda.

Située à 300 m. env. de la Cueva de Castillo, dans la même montagne, termino municipal de Puente-Viesgo, partido de Villacarriedo, provincia de Santander, Espagne. — *Altitude :* 120 m. env. — *Roche :* Calcaire carbonifère. — *Date :* 9 juillet 1910.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Trichoptères, Aranéides, Opilionides, Acariens. — *Numéro :* 396.

Cette grotte s'ouvre à l'ouest de la cueva de Castillo et à la même hauteur au-dessus du thalweg. L'entrée est étroite et dissimulée et donne accès dans une petite salle ronde de 5 m. env. de profondeur. A droite, une cheminée permet de descendre à pic dans un système de grandes et belles galeries d'une profondeur totale de 100 m. env. Les ressources alimentaires sont peu abondantes dans ces galeries ; cependant les Troglobies sont assez abondants là où il existe un peu d'humidité. Des *Speocharis autumnalis* Escal. et *S. Sharpi* Escal. (Coléoptères) étaient nombreux dans les cailloutis humides.

H. Breuil.

287. Cueva de Castillo.

(Quatrième exploration, voir Biospeologica XVI, p. 110).

Située à 60 m. au-dessus du rio Pas, au voisinage immédiat de Puente-Viesgo, partido de Villacarriedo, provincia de Santander, Espagne. — *Altitude :* 120 m. env. — *Roche :* Calcaire carbonifère. — *Date :* 22 juillet 1910.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Opilionides, Oligochètes. — *Numéro :* **397.**

H. Breuil.

288. Cueva de la Clotilde.

(Troisième exploration, voir Biospeologica XVI, p. 123).

Située à 15 m. env. au-dessus du thalweg du rio Saja, à 200 m. env. en aval de la station de Santa-Isabel de la ligne de Torrelavega à Cabezon, partido de Torrelavega, provincia de Santander, Espagne. — *Altitude :* 50 m. env. — *Roche :* Calcaire infracrétacique. — *Date :* 24 juillet 1910.

Matériaux : Coléoptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Opilionides, Chernètes, Isopodes, Oligochètes, Champignons. — *Numéro :* **398.**

H. Breuil.

289. Cueva de las Aguas.

(Deuxième exploration, voir Biospeologica XVI, p. 123).

Située au-dessus du fond d'un ravin, près de Novales, partido de San Vicente de la Barquera, provincia de Santander, Espagne. — *Altitude :* 80 m. env. — *Roche :* Calcaires infracrétaciques. — *Date :* 25 juillet 1910.

Matériaux : Coléoptères, Isopodes. — *Numéro :* **399.**

H. Breuil.

290. Grotte des Combarelles.

(Seconde mention, voir Biospeologica XVI, p. 84).

Située dans la commune des Eyzies-de-Tayac, canton de Saint-Cyprien, département de la Dordogne, France. — *Altitude :* 100 m. env. — *Roche :* Calcaires crétaciques supérieurs. — *Date :* août 1910.

Matériaux : Diptères, Aranéides, Opilionides. — *Numéro :* **400.**

H. Breuil.

Observations sur quelques grottes de Catalogne.

Pour éviter des courses inutiles à nos confrères, nous allons noter ici les résultats lamentables du début d'un voyage en Catalogne, à la recherche des grottes citées dans les ouvrages spéciaux. Nos « Enumérations de grottes » sont destinées, en effet, à mettre au courant l'intéressé des résultats positifs, aussi bien que négatifs, de notre enquête. De cette façon, le temps et l'argent que nous avons dépensé inutilement ne sera tout de même pas perdu pour tout le monde.

Grutes de les Estunes, citées à tort par Puig y Larraz (**1896**, p. 128), d'après Madoz, comme situées sur le termino municipal de Porqueras et comme étant des grottes à entrée étroite, mais très profondes. En réalité, elles appartiennent au termino municipal de Banyoles, partido et provincia de Gerona. De plus, se sont des fentes typiques, produites par l'affaissement de bancs horizontaux de tufs, situés derrière la ferme de Les Estunes, près de la ville. Il y en a qui ont de 50 à 100 m. de longueur avec, par place, 1 m. de largeur. D'autres fentes semblables sont connues en Catalogne, mais elles portent le nom correct de « Escletxes ». Puig y Larraz (**1896**, p. 127) les a cité d'ailleurs une seconde fois sous le nom de « Cuevas de Bañolas » en indiquant leur véritable nature. La confusion résulte du fait que ses deux informateurs se sont servis chacun d'un nom différent et ont placé ces fentes sur le territoire d'une commune différente. Nous n'insistons donc pas inutilement, dans nos mémoires, sur l'absolue nécessité de situer et caractériser les grottes avec précision.

Estanyols de cendra du llano de Banyoles passent pour être des volcans de boue qui rejettent, à la suite de tremblements de terre, de l'eau mêlée de « cendres ». Dans notre course rapide, nous en avons vu trois, deux de 50 m. env. de diamètre et un autre plus petit. Ce sont des nappes d'eau parfaitement circulaires qui paraissent occuper des entonnoirs profonds ; il n'en sort ni gaz, ni vapeur, et les « cendres » nous paraissent

être des argiles sableuses. On nous affirme que lorsqu'il se produit un tremblement de terre, la « cendre » remonte du fond, l'eau se trouble et déborde. Quoi qu'il en soit, nous croyons que leur origine et leur fonctionnement sont dus à une cause hydrologique et non volcanique. C'est avec les entonnoirs karstiques qu'il faut les comparer et non avec les véritables volcans de boues comme ceux de Sicile ou ceux de la région Caspienne.

Cau de la Guilla au sud de San Feliu de Codinas, au lieu dit Madrigueras, termino municipal de Bigas, partido de Granollers, provincia de Barcelona. Est une cavité sans intérêt formée par de gros rochers éboulés. Dans les environs existent encore d'autres trous très peu profonds.

Cau de la Guilla au lieu-dit Les Costes, au nord du village, termino municipal de San Feliu de Codinas, partido de Granollers, provincia de Barcelona. C'est une fente de 15 m. env. de longueur, sèche, azoïque.

Coves de Vallderos dans la falaise du même nom, termino municipal de Bigas, partido de Granollers, provincia de Barcelona, citées par Puig y Larraz (**1895**, p. 52). On nous dit que sous ce nom sont compris : un abri sous roche très considérable, du plafond duquel il suinte de l'eau et une grotte claire de 10 m. env. de longueur située au-dessus, dans la falaise.

Cova de San Sadurni dans la montagne du même nom, termino municipal de Gallifa, partido de Tarrasa, provincia de Barcelona, est une vaste grotte claire.

Cova Fumada, termino municipal de Gavá, partido de San Feliu de Llobregat, provincia de Barcelona. C'est un abri sous roche transformé en habitation par les pêcheurs de la côte. Il y a, paraît-il, au fond, un trou étroit qui donne accès à une toute petite chambre humide que nous n'avons pas explorée. Cette grotte est citée dans Puig y Larraz (**1896**, p. 63).

Jeannel et Racovitza.

291. Cova fosca de Gavá.

Située au lieu-dit Vall de Joan, termino municipal de Gavá, partido de San Feliu de Llobregat, provincia de Barcelona, Espagne. — *Altitude :* 230 m. env. — *Roche :* Calcaire crétacique. — *Date :* 10 octobre 1910.

Matériaux : Coléoptères, Hyménoptères, Copéognates, Myriapodes, Aranéides, Isopodes. — *Numéro :* **401**.

Cette petite grotte a une entrée ogivale qui donne accès dans un couloir clair et sec qui se coude pour s'agrandir ensuite en une chambre, au fond de laquelle il y a une fente incrustée et humide, terminée par un court boyau. Deux petites flaques d'eau existent sur le sol argileux de la fente. L'agitation de l'air est nulle.

Température de l'air au milieu : 15°8 C.

La chambre médiane est utilisée par les Renards dans un but très spécial ; on y voit, en effet, plusieurs gros tas d'excréments, à des stades divers de dessication, manifestement produits par de nombreuses visites successives ; ce trait de mœurs a déjà été signalé pour quelques Mammifères.

Les moisissures et de petits Diptères ont utilisé cette source spéciale de nourriture. De nombreux Trichoniscides ont élu domicile dans la fente terminale.

JEANNEL et RACOVITZA.

292. Cova de la Fou de Montaner.

Située au lieu-dit Fou de la casa Montaner, termino municipal de Vallirana, partido de San Feliu de Llobregat, provincia de Barcelona, Espagne. — *Altitude :* 375 m. env. — *Roche :* Calcaire crétacique. — *Date :* 11 octobre 1910.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Rhynchotes, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Isopodes, Mollusques. — *Numéro :* **402**.

La grotte est située près du fond du cirque d'où naît la Fou de la casa de Montaner, sur la rive gauche du thalweg sec du cirque, à 35 minutes de Vallirana.

L'entrée ogivale de 2 m. env. donne accès a un couloir clair, sec et court qui présente au fond une banquette d'un mètre ; on passe le trou étroit situé au-dessus et l'on arrive dans un couloir humide orné de quelques concrétions. Le suintement est peu abondant, l'argile couvre le sol et l'agitation de l'air est nulle. La longueur totale atteint 30 m. env.

Au fond : thermomètre sec : 15°4 C ; thermomètre humide : 14°8 ; baromètre : 732.4 mm. ; humidité : 93 % (sans corr. de press.).

A l'extérieur : thermomètre sec : 19°8 C ; thermomètre humide : 16° C ; humidité : 66 % (sans corr. de press.).

De rares Chauves-Souris furent vues ainsi que des crottes éparses. Sous les pierres furent trouvés *Troglocharinus Ferreri* Reit. (Col. Silphide) et des Isopodes (*Cylisticus* et Trichoniscides). Des racines de lentisques pénètrent par le plafond, ce qui explique la présence des Rhynchotes.

Font d'Armenya. Les pièges laissés 24 heures dans cette belle rivière souterraine, étudiée par Font y Sagué (1898), n'ont rien capturé.

Cuevas de Pena blanca citées par Puig y Larraz (1896, p. 64) comme très profondes et à proximité de Vallirana, sont peut-être synonymes de la Cova de Fou Montaner, également située dans le massif de Peña blanca. Dans le pays, on paraît ignorer le nom indiqué par Puig y Larraz.

Cova bonica. Sous ce nom est désigné une très grande baume claire qui se trouve sur la propriété « Casa Prunera », termino de Vallirana. Il est probable que Puig y Larraz (1896, p. 63) la cite sous le même nom, mais en la situant sur le termino municipal de Castelldefels.

Jeannel et Racovitza.

293. Cova d'en Merla.

Située près de la casa Merla, dans la Serra del Merla, termino municipal des Roda de Bará, partido de Vendrell, provincia de Tarragona, Espagne. — *Altitude :* 150 m. env. — *Roche :* Calcaires miocènes. — *Date :* 12 octobre 1910.

Matériaux : Diptères, Copéognathes, Thysanoures, Collemboles. Myriapodes, Aranéides, Chernètes, Isopodes. — *Numéro :* **403.**

C'est à tort que PUIG Y LARRAZ (**1896**, p. 316), d'après Mallada, place cette grotte sur le territoire de San Vicente dels Calders. Elle est située sur Roda de Bará et à 3 km. de ce village. Notre collègue FAURA Y SANS (**1906**) l'a explorée et décrite en détail.

Vu sa structure générale et son mode de formation, la Cova d'en Merla est plutôt un aven qu'une grotte. Par un trou rond et une pente fortement descendante on pénètre dans une salle un peu claire, sensiblement arrondie, à sol très en pente formé de terreau, avec quelques concrétions et des suintements. Entre deux colonnes stalagmitiques est un passage suivi d'une descente facile le long d'une paroi de 3 m. de hauteur. Un couloir s'ouvre à droite à très forte pente descendante. A gauche, est une galerie très incrustée, à sol encombré d'éboulis qui aboutit à une très forte pente stalagmitée (corde utile) et très humide. On passe ensuite par la fente d'un massif stalagmitique dans une grande salle irrégulière, encombrée d'éboulis soudés par la stalagmite, très ornée de concrétions et pourvue de quelques flaques d'eau. Au point le plus bas est un puits de 10 m. environ. La longueur totale est d'environ 200 m., la profondeur d'environ 45 m. L'atmosphère est très légèrement agitée dans la salle du fond.

Au fond : thermomètre sec : 17°2 C ; thermomètre humide : 17° C ; baromètre : 746 mm. ; humidité : 98 % (sans corr. de press.).

Nous avons vu quelques Chauves-Souris ; des crottes éparses existent jusqu'au fond et paraissent constituer l'unique ressource

alimentaire. Dans la salle du fond nous avons recueilli de très gros Chernètes, des Diplopodes blancs et des Collemboles et, fait important, des *Anaphiloscia* (Isopodes), dont une seule espèce est connue des grottes du Drach (Baléares).

JEANNEL et RACOVITZA.

294. Cova de Papiol.

Située dans le Campo de la Casa Papiol, à 35 minutes de Rodonyá, termino municipal de Montmell, partido de Vendrell, provincia de Tarragona, Espagne. — *Altitude :* 400 m. env. — *Roche :* Calcaires crétaciques. — *Date :* 13 octobre 1910.

Matériaux : Copéognathes, Siphonaptères. — *Numéro :* **404**.

La grotte s'ouvre à mi-hauteur d'une colline par l'orifice ovoïde d'un puits de 1 m. de profondeur. au fond duquel un trou d'homme permet d'entrer dans une petite salle irrégulière avec deux courts boyaux au fond. Les parois bien incrustées sont complètement couvertes de suie. Aucun suintement, sol sec, pas de courant d'air. Longueur totale : 20 m. env.

Au fond : thermomètre sec : 18°8 C., thermomètre humide : 15°8 C ; baromètre : 714.8 mm. ; humidité : 71.5 % (sans corr. de press.).

A l'extérieur : thermomètre sec : 12°4 C ; thermomètre humide : 10°2 C ; humidité : 74 % (sans corr. de press.).

Dans cette grotte, il faisait donc plus sec et plus chaud qu'à l'extérieur, mais il faut ajouter qu'il pleuvait. Néanmoins, c'est une des grottes les moins humides que nous ayons rencontrées ; les Troglobies manquaient complètement.

JEANNEL et RACOVITZA.

295. Cova gran de la Febró.

Située dans l'Avench de la Febró, à 20 minutes au nord du Mas Panxo, termino municipal de la Febró, partido de Mont-

blanch, provincia de Tarragona, Espagne. — *Altitude :* 840 m. env. — *Roche :* Calcaires triasiques. — *Date :* 15 octobre 1910.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Acariens, Oligochètes. — *Numéro :* **405.**

Cette grotte, bien connue et souvent décrite, citée par PUIG Y LARRAZ (**1896**, p. 311), est située au fond de ce que l'on nomme à tort « Avench de la Febró ». Ce n'est pas en effet, un aven, mais une énorme fente dans la formation de laquelle l'eau n'a joué aucun rôle directe.

La vallée du ruisseau qui passe au Mas Panxó est bordée de hautes falaises de calcaires triasiques qui reposent sur des couches friables, lavées et emportées par les infiltrations. Le bord de la falaise, n'étant plus soutenu, s'est affaisé en se divisant en blocs allongés et subparallèles, séparés par des fentes de 2 à 5 mètres de large et jusqu'à 200 m. de longueur au moins.

Au fond de la fente principale, à 30 m. env. de la surface du plateau, s'ouvre la grotte par un portail quadrangulaire. Après avoir passé dans un court couloir sec, on pénètre dans une grande nef irrégulière, très haute, encombrée d'éboulis et fortement incrustée. Vers le fond, le plancher présente une forte pente ascendante au sommet de laquelle, et à droite, est un couloir irrégulier ; un orifice rond permet de passer dans un boyau qui paraît terminer la grotte. La longueur totale est de 60 m. env.

Toute la grotte est incrustée ; nombreuses sont les bornes, les draperies et les incrustations pariétales. Le plancher est couvert d'éboulis stalagmités, mais dans le boyau terminal on trouve de l'argile.

Les suintements sont abondants, il y a des flaques d'eau et l'agitation de l'air est nulle.

Au fond : thermomètre sec : 9°8 C ; thermomètre humide : 9°6 ; baromètre : 723 mm. ; humidité : 97 % (sans corr. de press.) ; température de l'eau : 8°6 C.

Sur le sol gisent quelques débris ligneux et des crottes de Chauves-Souris éparses. La faune est assez riche ; *Antrocharidius orcinus* Jeann. (Col. Silphide) n'est pas rare, mais les Collemboles de grande taille abondent.

Jeannel et Racovitza.

296. Cova petita de la Febró.

Située dans la même paroi de l'Avench de la Febró que la Cova gran, termino municipal de la Febró, partido de Montblanch, provincia de Tarragona, Espagne. — *Altitude :* 840 m. env. — *Roche :* Calcaire triasique. — *Date :* 15 octobre 1910.

Matériaux : Collemboles, Aranéides, Isopodes. — *Numéro :* **406**.

L'entrée est un trou d'homme donnant accès dans une chambre unique, complètement incrustée, mais sèche. En deux endroits seulement, il y a de légers suintements. L'obscurité n'est pas complète et l'agitation de l'air est nulle. La longueur totale est de 10 m. env.

Sur le sol, quelques débris ligneux. Les animaux recueillis ne sont pas des Troglobies.

Jeannel et Racovitza.

297. Cova del Montsant.

Située sur le Pla del Montsant, près du point culminant de cette montagne, termino municipal de Cornudella, partido de Falset, provincia de Tarragona, Espagne. — *Altitude :* 995 m. env. — *Roche :* Calcaires miocènes. — *Date :* 16 octobre 1910.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Trichoptères, Thysanoures, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Phanérogames, Champignons. — *Numéro :* **407**.

Cette grotte qui porte aussi le nom de « Cova Santa » a été souvent décrite ; nous renvoyons pour la bibliographie à Puig y Larraz (**1896**, p. 308) et Faura y Sans (**1911**, p. 376).

L'ouverture basse donne accès, par un couloir en pente descendante, à une première salle irrégulière communiquant largement avec d'autres salles ; l'une d'elle est arrondie, une seconde ovale, et deux autres oblongues et parallèles ; l'une de ces dernières se termine par un vaste puits de 5 à 6 m. de profondeur. En fait, la grotte est formée par une vaste cavité, à plafond formé par un joint de stratification, divisée en salles et couloirs par des éboulements et par des rideaux stalagmitiques.

Toutes les parois sont inscrutées et même le plancher est en grande partie recouvert de concrétions ; les bornes et piliers sont nombreux. Un des couloirs est pourvu d'un réseau complet de gours. Les suintements très abondants ont formé quelques flaques d'eau ; un mince filet coule du plafond dans le puits terminal. L'agitation de l'air est nulle.

Au fond : thermomètre sec : 11°6 C ; thermomètre humide : 11°2 C ; baromètre : 676 mm. ; humidité : 95 % (sans corr. de press.) ; température de l'eau : 10°8 C.

A l'extérieur : thermomètre sec : 14°6 ; thermomètre humide : 10°2 C ; humidité : 61 % (avec corr. de press.).

Les ressources alimentaires consistent en crottes de Chauves-Souris éparses, en rares débris ligneux et nombreuses gouttes de stéarine. Nombreux sont les *Campodea* et les Aranéides ; *Anillochlamis tropicus* (Ab) (Col. Silphide) est plus rare.

Au fond de la grotte, dans l'obscurité complète, avaient germé des graines de graminées. Deux longues folioles jaunes formaient la plantule à peine fixée par des radicelles au sol. Ces plantes étaient toutes intactes ; aucun des animaux de la grotte ne les avait attaquées.

JEANNEL et RACOVITZA.

298. Cova fonda de Salomó.

Située près du pont du chemin de fer, termino municipal de Salomó, partido de Vendrell, provincia de Tarragona, Espagne.

— *Altitude :* 150 m. env. — *Roche :* Calcaires miocènes. — *Date :* 13 octobre 1910.

Matériaux : Cheiroptères. Parasites des Cheiroptères : Pupipares sur Cheiroptères 408 ; Acarien sur Cheiroptères 408. — *Numéro :* **408**.

Cette grotte est une station préhistorique remarquable, mais n'offre aucun intérêt pour le biologiste. Formée au sommet d'une falaise par des éboulements ayant incomplètement comblés des failles, ce qui permet de circuler pendant 115 m. env. entre les rochers empilés les uns sur les autres, elle ne pouvait être que complètement sèche. Une fine poussière couvre le sol et les parois.

Les intéressés trouveront dans Faura y Sans (**1911**, p. 375 et **1911** *a*, p. 500) un plan et des vues de la grotte, et la bibliographie.

Coves de la Pedrera près de l'aqueduc romain, à Tarragona, citées par Puig y Larraz (**1896**, p. 312). Ce sont, sans erreur possible, des carrières. La plus grande fut comblée il y a quarante ans ; la plus petite sert de bergerie.

Jeannel et Racovitza.

299. Grotte de Préoux.

Située au lieu dit Préoux, commune de Ruffieu, canton de Champagne, département de l'Ain, France. — *Altitude :* 750 m. env. — *Roche :* Calcaires secondaires. — *Date :* Eté 1910.

Matériaux : Isopodes. — *Numéro :* **409**.

La grotte est située près de la route de Ruffieu au Petit-Abergement, à environ 1800 m. de Ruffieu et à peu de distance de la rive droite du Seran. Elle est constituée par une longue galerie de 4 à 5 m. de large, de 1 m. 50 à 4 m. de hauteur. Le sol est rocheux et par place argileux. Les incrustations sont

rares. Au milieu, il y a une flaque de 10 à 12 m. de longueur sur 0 m. 50 à 0 m. 80 de profondeur. En temps de crue, la grotte doit se remplir jusqu'au tiers de sa hauteur.

L'atmosphère est calme ; au fond, la flamme des bougies baisse et l'on respire difficilement.

R. de Borde.

300. Grotte du Pic sous Songieu.

Située près du château du Pic, commune de Songieu, canton de Champagne, département de l'Ain, France. — *Altitude :* 750 m. env. — *Roche :* Calcaires secondaires. — *Date :* Eté 1910.

Matériaux : Trichoptères, Collemboles, Myriapodes, Isopodes, Acariens. — *Numéro :* **410**.

Cette grotte est située sur la rive gauche du Seran, au-dessous du village de Songieu, près la route d'Hotonnes à Champagne. Elle a deux entrées qui donnent accès chacune à un couloir se réunissant au bout de 25 m. env. en une galerie unique. Un petit ruisseau sort par l'une des galeries et va se jeter dans le Seran.

Les incrustations sont nombreuses, les suintements abondants. Un courant d'air se fait sentir seulement entre les deux couloirs de l'entrée.

R. de Borde.

301. Grotte de Charabotte.

Située sur la rive droite de l'Albarine, commune de Chaley, canton de Saint-Rambert, département de l'Ain, France. — *Altitude :* 750 m. env. — *Roche :* Calcaires secondaires. — *Date :* Eté 1910.

Matériaux : Thysanoures. — *Numéro :* **411**.

On accède à la grotte en une demi-heure par le sentier partant de Mantuy, hameau situé sur la route de Hauteville

à Tenay. Elle a plus de 500 m. de longueur, est très incrustée, et on n'y observe pas de courant d'air.

R. DE BORDE.

302. Caverna de Bellver.

Située sous le château de Bellver, termino municipal y partido de Palma, Isla de Mallorca, Baleares, Espagne. — *Altitude :* 80 m. env. — *Roche :* Calcaires miocènes. — *Date :* septembre 1910.

Matériaux : Diptères, Copéognathes, Myriapodes, Aranéides, Isopodes. — *Numéro :* 412.

Ce sont des souterrains creusés de main d'homme, s'étendant sur une très grande longueur. PUIG Y LARRAZ (1896, p. 49) les cite d'après Madoz. Parmi les animaux recueillis, se trouve l'intéressant Isopode *Anaphiloscia Simoni* RACOV., connu seulement des grottes du Drach.

ODON DE BUEN.

303. La Falconera.

Située au bord de la mer, près du hameau de Garraf, termino municipal San Pedro de Ribas, partido de Villafranca de Panades, provincia de Barcelona, Espagne. — *Altitude :* Presque au niveau de la mer. — *Roche :* Calcaires crétacés. — *Date :* 15 septembre 1910.

Matériaux : Isopodes. — *Numéro :* 413.

Sous ce nom, on désigne la plus grande rivière souterraine de Catalogne (100.000 m. cubes par jour) ; elle débouche directement dans la mer, au pied de la falaise traversée par le tunnel du chemin de fer de Garraf. On a essayé de suivre le cours souterrain pour capter la rivière ; des galeries ont été creusées reliant des cavités naturelles, ce qui permet de s'en-

foncer sous terre de 150 m. env. On pénètre soit par l'embouchure, soit par un passage s'ouvrant dans le tunnel du chemin de fer. Après avoir suivi le courant, on arrive à un grand lac et l'on continue par des galeries artificielles. Deux fosses profondes existent dans le lac ; un plongeur essaya de les explorer, mais ne put y réussir à cause de la puissance du courant ; la plus profonde aurait 60 m. env.

Les Isopodes récoltés furent trouvés sur des planches pourries. Des Poissons remontent volontiers dans la rivière.

M. Faura y Sans.

304. Grotte de Sainte-Hélène.

(Deuxième exploration, voir Biospeologica VI, p. 355).

Située sur la rive gauche de l'Ariège, à 500 m. en aval de la ville, commune et canton de Foix, département de l'Ariège, France. — *Altitude :* 400 m. — *Roche :* Calcaire liasique. — *Date :* 3 janvier 1911.

Matériaux : Coléoptères, Thysanoures, Myriapodes, Aranéides, Opilionides, Acariens, Isopodes. — *Numéro :* **416**.

Toute la partie accessible de la grotte, dans laquelle ont été installées les captations d'eau pour la ville de Foix, n'est qu'un ancien trop-plein d'une rivière souterraine qu'on atteint au fond. Ce trop-plein a fonctionné exceptionnellement en 1910 à la suite des crues.

Le 3 janvier 1911, j'ai trouvé la grotte de Sainte-Hélène bien plus humide qu'elle ne l'était en août 1906. La température de l'air était 12°5 C dans une petite chambre vers le milieu, 12° C seulement à la rivière souterraine. Le psychromètre (thermomètre sec : 12°5 C ; thermomètre humide : 12° C), dans les galeries, indiquait que l'air était à peu près saturé de vapeur d'eau. Un faible courant d'air souffle, vers le fond dans la première partie de la grotte, vers l'extérieur dans le fond, au voisinage des cascades.

En raison de l'humidité, la faune cavernicole était particulièrement riche. Les *Speonomus longicornis fuxeensis* Jeann. (Coléoptère) étaient très abondants sur le sol et sur les stalagmites et j'ai pu recueillir, sur un tube de fonte de la canalisation d'eau, dans la partie la plus large de la galerie, un exemplaire de *l'Anophthalmus Vulcanus* Ab., connu seulement jusqu'alors des grottes de Portel et de Lavelanet.

Jeannel.

305. Grotte de Fontanet.

Située au lieu dit « Champs de Fontanet », près d'Ornolac, commune d'Ornolac, canton de Tarascon-sur-Ariège, département de l'Ariège, France. — *Altitude :* 780 m. env. — *Roche :* Calcaire. — *Date :* 4 janvier 1911.

Matériaux : Coléoptères, Thysanoures, Myriapodes, Aranéides, Opilionides, Ixodes. — *Numéro :* **417**.

Cette grotte s'ouvre sur la rive droite, à une quarantaine de mètres au-dessus de l'Ariège, au débouché du ravin de Lugeat, à 1500 m. env. en amont d'Ornolac. C'est un vaste trop-plein temporaire ne fonctionnant qu'en périodes de crue ; il a déversé de l'eau en 1910.

On accède à l'entrée en escaladant une pente d'éboulis, en partie cimentés par la stalagmite. L'entrée est une vaste arcade, donnant accès à un grand vestibule éclairé où pendaient de nombreuses stalactites de glace le 4 janvier 1911. Au fond du vestibule, un passage étroit permet de passer dans un long couloir, large de 5 à 10 m., à voûte parfois très basse, dont le sol et les parois sont très peu stalagmités, mais recouverts d'une épaisse couche d'argile alluviale, sableuse et micacée.

Vers 50 m. de l'entrée, la grotte se bifurque, un étroit boyau descendant à gauche de la galerie principale. Au fond de celle-ci, dont la longueur totale est d'une centaine de mètres, un trou d'homme donne accès à une grande salle stalagmi-

tée, humide et encombrée d'éboulis. Quant au boyau descendant à gauche, il accède par des passages, très bas et à sol très boueux, à une petite salle descendant pendant 50 m. environ jusqu'à deux petits lacs constituant le point le plus bas de la grotte.

La température de l'air dans la salle terminant la galerie principale était de 12°75 C. Au psychromètre, le thermomètre humide indiquait exactement la même température que le thermomètre sec, montrant ainsi que la saturation de l'air était complète.

Dans la grande salle au fond de la galerie principale, il y avait quelques *Speonomus pyrenaeus* Lesp. (Coléoptères), sur les rochers éboulés. Dans toute la partie argileuse de la grotte la faune était très pauvre et, malgré de patientes recherches, je n'ai pu retrouver l'*Aphaenops Minos* Lind. dont un exemplaire avait été trouvé dans cette grotte par Linder en 1863. Près de l'entrée enfin, mais dans le couloir obscur, j'ai recueilli sous les pierres quelques Coléoptères (*Speonomus*), Opilionides et Aranéides.

Jeannel.

306. Catacombes de Bicêtre.

(Nouvelles explorations, voir Biospeologica II. p, 535).

Situées sous l'hospice de Bicêtre, dans la commune de Kremlin-Bicêtre, département de la Seine, France. — *Altitude :* 60 m. env. — *Roche :* Calcaire grossier du lutétien inférieur et moyen. — *Date :* année 1907.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Acariens, Oligochètes. — *Numéro :* **418**.

Ces importantes récoltes ont été faites, pendant l'année 1907, par le Dr M. Royer, alors qu'il était interne à l'hospice de Bicêtre. Il a droit à toute notre reconnaissance pour avoir eu la générosité de nous en faire don.

307. Grottes de Pont-la-Dame.

Situées sur la rive gauche du Buech, à 1800 m. en amont de l'usine à chaux de Pont-la-Dame, commune et canton d'Aspres-sur-Buech, département des Hautes-Alpes, France. — *Altitude :* 800 m. env. — *Roche :* Calcaire. — *Date :* 28 mars 1911.

Matériaux (grotte inférieure) : Cheiroptères, Diptères, Myriapodes, Aranéides, Opilionides, Acariens. Parasites des Cheiroptères: Pupipares sur Cheiroptère 419 *a.*; Acariens sur Cheiroptères 419 *a* et *b.* — *Numéro :* **419.**

Matériaux (grotte supérieure): Cheiroptères, Diptères, Orthoptères, Myriapodes, Scorpionides, Aranéides, Opilionides, Chernètes, Ixodes. Parasites des Cheiroptères : Siphonaptères sur Cheiroptère 420 *a*; Acariens sur Cheiroptères 420 *a* et *b.* — *Numéro :* **420.**

J'ai visité cette grotte, ainsi que les dix suivantes, avec M. Ch. Fagniez.

Il existe plusieurs grottes sur la rive gauche du Buech, dans la falaise formée par la barre calcaire qui ferme la vallée en amont de l'usine de Pont-la-Dame. Le rocher qui forme éperon sur la rivière présente trois faces : une face d'aval où s'ouvrent de petits orifices sans importance, une face d'amont au pied de laquelle s'ouvre la grotte inférieure, une face enfin surplombant la rivière où s'ouvre la grotte aux peintures et à peu de distance d'elle, en amont, la grotte supérieure.

1° Grotte inférieure. — La route de Grenoble passe à 10 m. en avant de la grotte inférieure qui s'ouvre, à quelques mètres au-dessus du lit de la rivière, par un portail en arceau régulier, présentant les traces d'une diaclase au milieu de sa voûte. Un couloir sec long de 5 à 6 m. donne accès à une petite salle sèche, semée d'éboulis, où des fouilles ont dû être pratiquées ; on y trouve sur le sol des débris d'ossements humains. A gauche, un passage surbaissé permet de gagner une deuxième chambre très humide, stalagmitée et à sol argileux.

La grotte se termine par une fente étroite et verticale, profonde de 7 à 8 m., inaccessible et d'ailleurs vraisemblablement obstruée.

Les ressources alimentaires sont peu abondantes dans cette grotte, aussi la faune est-elle pauvre. Les seuls Troglobies recueillis sont quelques Myriapodes, dans la deuxième salle. Les Diptères étaient très nombreux sur les parois.

2° Grotte aux peintures. — Elle s'ouvre à une quarantaine de mètres au-dessus de la route par un grand portail visible de loin, au-dessus d'un escarpement de la falaise. Toute cette grotte n'est qu'une vaste salle claire et sèche, au fond de laquelle un petit orifice permet de ressortir à droite sur la face d'aval de la falaise. La grotte a donc deux entrées. A l'entrée principale se trouvent les restes d'une ancienne construction en pierres cimentées sur laquelle il est possible de voir des vestiges de peintures à fresques en noir et ocre, représentant, semble-t-il, un palais. Au fond de la grotte, sur un panneau de roche en place, faisant face à l'entrée, se trouvent peints en noir, au trait, deux guerriers coiffés de casques à cimiers, tenant des lances et des glaives et placés symétriquement de chaque côté d'une inscription non déchiffrée, paraissant latine. Ce panneau peint mesure 1 m. de haut env. Je me contente d'attirer ici sur lui l'attention des Archéologues, laissant à d'autres plus compétents le soin de l'interpréter.

Aucune faune cavernicole ne peut exister dans cette grotte.

3° Grotte supérieure. — L'entrée de celle-ci ne se voit pas de la route ; elle se trouve à 20 m. env. de la grotte aux peintures et au même niveau. La grotte commence par un étroit boyau long d'une quinzaine de mètres, interrompu au bout de 5 m. par un petit aven. Tout ce boyau est sec, mais bientôt après la voûte s'élève et on arrive à une véritable fente dont les parois sont stalagmitées et très humides et que l'on suit avec peine en raison des flaques d'eau, des petits avens et des barrages stalagmitiques qui interrompent son trajet. Nous l'avons suivie pendant 40 m. env. sans en atteindre

la fin. Toute la grotte se trouve près de la surface du sol ; les racines des plantes y pénètrent et de l'humus tombe par endroit dans les galeries. Il existe, par places, un léger courant d'air dont l'existence est due aux fissures faisant communiquer la grotte avec l'extérieur.

C'est l'existence de ces fissures qui explique pourquoi on trouve des Dolichopodes (Orthoptères) jusque dans le fond de cette grotte, c'est-à-dire dans une obscurité complète et très loin de l'entrée. La faune cavernicole est également bien plus riche que dans la grotte inférieure. Nous avons recueilli deux espèces de Diplopodes courant sur les stalactites, des Aranéides décolorés dans les paquets de racines, enfin sur les parois des Chernètes et de nombreux Diptères.

JEANNEL.

308. Grottes d'Archiane.

Situées aux sources du ruisseau d'Archiane, commune de Treschenu, canton de Châtillon-en-Diois, département de la Drôme, France. — *Altitude :* 900 m. env. ? — *Roche :* Calcaire. — *Date :* 29 mars 1911.

Matériaux : Coléoptères, Siphonaptères, Myriapodes. — *Numéro :* **421**.

Les sources d'Archiane se trouvent à 200 m. avant d'arriver au village d'Archiane, à côté de la route de Treschenu au col de Menée. Ce sont des sources multiples comprenant des sources pérennes, impénétrables, dans des éboulis au-dessous de la route et des trop-pleins fonctionnant temporairement, au-dessus de la route. Deux de ces trop-pleins sont pénétrables sur une partie de leur trajet. Ils se présentent comme deux entrées de grottes très surbaissées, ménagées dans un joint de stratification horizontal et plongeant fortement vers l'intérieur, au devant desquelles prennent naissance deux thalwegs à sec, mais formés de roches polies ou couvertes de mousses.

1° GROTTE DE GAUCHE. — C'est un couloir étroit et bas, long de 30 m. et descendant en pente assez raide dans le joint de stratification. Ses parois sont stalagmitées ; le sol est occupé par une série de gours étagés et profonds, dont l'eau est à 7°1 C ; la grotte se termine par une voûte mouillante. Toute la grotte est lavée par les eaux, il n'y a pas trace de nourriture sur le sol, aussi la faune cavernicole terrestre fait-elle défaut. Des nasses placées dans les gours n'ont rien pris.

2° GROTTE DE DROITE. — Elle s'ouvre au même niveau que la précédente et dans les mêmes conditions. Elle est formée par un couloir assez large, mais très bas de plafond, descendant pendant 20 m. jusqu'à une petite salle au fond de laquelle on trouve une nappe d'eau profonde de plusieurs mètres. Une cheminée visible sur une dizaine de mètres débouche dans le plafond de cette salle et les débris végétaux qu'elle contient montrent qu'elle doit être en communication plus ou moins directe avec les avens supérieurs.

La température de l'air dans la salle est de 6°2 C ; celle de l'eau est 7°1 C. Cette température de l'air, anormalement basse pour une altitude de 900 m., s'explique par l'influence des variations saisonnières qui doivent se faire sentir près de l'entrée.

Les appâts placés à terre ou dans des nasses n'ont attiré aucun être vivant.

JEANNEL.

309. Grotte de Saint-Nazaire-en-Royans.

Située dans le village même de Saint-Nazaire-en-Royans, canton du Bourg-de-Péage, département de la Drôme, France. — *Altitude :* 210 m. env. — *Roche :* Calcaire urgonien. — *Date :* 30 mars 1911.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Orthoptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Isopodes, Amphipodes, Mollusques, Oligochètes. — *Numéro :* 422.

Cette grotte est encore appelée « grotte du Taï », du nom de l'importante source du Taï qui jaillit à 17 m. env. au-dessous d'elle. Pour la description de ses galeries, je renverrai le lecteur à l'étude détaillée, accompagnée d'un plan, de O. DÉCOMBAZ (1898, pp. 49-54). J'aurai cependant quelques observations à formuler.

Le 30 mars 1911, la température de l'air, dans la salle du lac, était 12°75 C, celle de l'eau 11°75 C. DÉCOMBAZ avait trouvé le 28 novembre 1898, au même endroit 12° C pour l'eau et 14° C pour l'air, dans la galerie supérieure.

D'autre part, O. DÉCOMBAZ insiste sur ce fait que lors de ses visites (14 octobre et 28 novembre 1898) il a trouvé l'eau du lac stagnante. Or, en mars 1911, elle était animée d'un courant très appréciable de l'est à l'ouest. De plus, au fond de cette fente de 3 m. de profondeur qu'il faut franchir sur une planche pour accéder au lac, il existait un gros ruisseau coulant avec violence du sud au nord. DÉCOMBAZ ne parle pas de ce ruisseau qui devait être à sec lors de son exploration. Son débit est beaucoup plus faible que celui de la source du Taï, mais je ne puis dire s'il s'agit d'une dérivation ou d'un affluent du Taï souterrain. Quoi qu'il en soit, ce ruisseau est un émissaire du lac, on le retrouve sous un barrage stalagmitique entre la salle de la Colonne et la salle des Soupirs, il semble donc suivre le trajet des galeries à un niveau inférieur. Ses eaux doivent réapparaître dans la source du Taï.

Toute la grotte lors de notre visite était très humide et encombrée de débris de bois et de tas de guano où les animaux abondaient. Les plus communs de beaucoup sont les Isopodes (Trichoniscides) qui se trouvent en grand nombre dans le bois pourri des anciennes passerelles. Les Coléoptères (*Anophthalmus delphinensis* AB.) étaient surtout abondants dans la Salle de danse. J'ai recueilli également de nombreux Collemboles et des Myriapodes (Diplopodes et Chilopodes) ; ces derniers (*Lithobius*) étaient particulièrement abondants sur le guano de Chauve-Souris, dans la salle de la colonne.

Dans le lac, les pièges que j'ai placés n'ont ramené aucun être vivant et cependant les Amphipodes (*Niphargus*) étaient nombreux sous les pierres et les planches pourries reposant dans la boue sur le sol des galeries.

Enfin dans la galerie qui était autrefois l'entrée naturelle de la grotte et qui est obturée aujourd'hui par les maçonneries de la route, j'ai recueilli quelques *Meta* (Aranéides) et des *Dolichopoda* (Orthoptères).

JEANNEL.

310. Grotte de Gournier.

Située au pied des rochers de Presles, au fond du cirque de Choranche, sur la rive droite de la Bourne, commune de Choranche, canton de Pont-en-Royans, département de l'Isère, France. — *Altitude :* 590 m. d'après O. DÉCOMBAZ. — *Roche :* Calcaire urgonien. — *Date :* 31 mars 1911.

Matériaux : Cheiroptères, Coléoptères, Diptères, Collemboles, Myriapodes, Acariens, Isopodes. — *Numéro :* 423.

Nous avons, Ch. Fagniez et moi, visité les grottes de Gournier et de Coufin en compagnie de M. Hennebert, pharmacien à Pont-en-Royans, président du syndicat d'initiative de la Bourne, qui a tenu à nous guider lui-même au milieu des merveilles spéologiques du cirque de Choranche. Le lac souterrain de Gournier, dont on trouvera la description et le plan dans O. DÉCOMBAZ (1899, pp. 364-365), est certainement par ses dimensions un des plus importants qui existent en France. Malheureusement il est entièrement éclairé par la lumière du jour et toute faune cavernicole y fait défaut.

Dans la petite galerie sèche qui s'ouvre près de l'entrée sur la rive gauche il existe des amas de guano sur lesquels j'ai recueilli quelques animaux terrestres.

JEANNEL.

311. Grotte de Coufin.

Située au pied des rochers de Presle, dans le cirque de Choranche, sur la rive droite de la Bourne, commune de Choranche, canton de Pont-en-Royans, département de l'Isère, France. — *Altitude :* 590 m. — *Roche :* Calcaire urgonien. — *Date :* 31 mars 1911.

Matériaux : Diptères, Rhynchotes, Amphipodes, Oligochètes. — *Numéro :* **424**.

Cette grotte remarquable par la profusion de fines stalactites qui pendent à sa voûte, a été décrite en même temps que la précédente par O. DÉCOMBAZ (**1899**, p. 359-363). Elle comprend deux belles galeries divergentes, parcourues par deux ruisseaux souterrains de débit considérable qui se réunissent près de l'entrée dans un lac large d'une vingtaine de mètres et profond de trois mètres. Le sol de la grotte est formé par d'épaisses couches d'argile alluviale, ailleurs par des coulées stalagmitiques et des gours. Toute la caverne est lavée en temps de crue et les ressources alimentaires y font défaut.

La faune terrestre y est absente. Quant à la faune aquatique, elle est fort pauvre. Les engins que j'ai placés en divers endroits n'ont rien pris, et les seuls animaux recueillis sont un grand Oligochète trouvé dans l'argile, un petit exemplaire d'une espèce de *Niphargus* (Amphipode) dans une flaque d'eau, quelques jeunes *Hebrus* (Hémiptères) enfin, sur le lac, près de l'entrée.

JEANNEL.

312. Galerie supérieure de Bournillon.

Située à droite et au-dessus de la sortie de la rivière souterraine de Bournillon, sur la rive gauche de la Bourne, commune de Chatelus, canton de Pont-en-Royans, département de l'Isère, France. — *Altitude :* 450 m. env. — *Roche :* Calcaire. — *Date* 31 mars 1911.

Matériaux : Diptères, Collemboles, Aranéides, Isopodes. — *Numéro :* **425**.

La rivière souterraine sort de terre au pied de la montagne de l'Allier, près du hameau de Vesors, par une des arcades les plus grandioses qu'il soit possible de contempler. Son trajet souterrain et les galeries attenantes ont été explorés sur une longueur de 1455 m. par O. Décombaz (**1898**, p. 16-28, avec fig. et **1899**, p. 406). Faute de temps, nous n'avons pu, Ch. Fagniez et moi, visiter que la galerie supérieure, galerie A du plan de Décombaz (**1898**, p. 17).

Toute cette galerie supérieure, longue de 370 m. est sèche, quoique stalagmitée, et couverte d'éboulis. Vers le fond il existe du guano et du bois mort, mais tout y est sec. Aussi la faune est-elle très pauvre. Nous avons recueilli seulement quelques Collemboles sur les stalactites, des Diptères sur le guano et, autour de ce dernier, de grands Aranéides assez nombreux qui tissaient des toiles sous les rebords rocheux, au niveau du sol.

Jeannel.

313. Grotte Favot.

Située à 225 m. au-dessus de la route et à trois quarts d'heure de la ferme Favot, aux Basses-Valettes, commune de Rencurel, canton de Pont-en-Royans, département de l'Isère, France. — *Altitude :* 920 m., d'après Décombaz. — *Roche :* Calcaire. — *Date :* 1er avril 1911.

Matériaux : Collemboles, Thysanoures, Myriapodes, Champignons. — *Numéro :* **426**.

Cette belle grotte à stalactites s'ouvre dans la falaise du plateau d'Autrans, sur la rive droite de la Bourne. Ses galeries ont un développement total de 820 m., d'après O. Décombaz qui les a explorées et en a publié le plan (**1898**, p. 5). Vers le

fond de la galerie principale, occupée par de grands gours pleins d'eau, se trouve un grand scialet profond de 65 m. au bord duquel s'élève un énorme massif stalagmitique, peut-être le plus gigantesque qui existe dans les grottes connues. Il est formé d'une seule stalagmite, ayant plus de 30 m. de diamètre à la base, 25 m. env. de hauteur au-dessus de la galerie et tombant à pic sur le scialet sur une de ses faces. C'est une véritable colline dont on doit faire l'ascension pour contourner l'orifice du scialet.

Lors de notre visite l'humidité était considérable et les suintements abondants dans toute la grotte, mais la faune était très pauvre ; ce n'est guère que sur les pentes de la grande stalagmite qu'il était possible de recueillir des Collemboles (Podurelles et Anurides) et des *Campodea* (Thysanoures) assez nombreux. Pas de faune aquatique.

Il est à remarquer que la grotte Favot, malgré les excellentes conditions d'existence qu'elle semble offrir aux Troglobies, ne renferme aucun Coléoptère cavernicole, pas plus d'ailleurs que les autres grottes que nous avons visitées dans la vallée de la Bourne. Les seuls animaux cavernicoles recueillis par O. Décombaz dans la grotte Favot, et qui m'ont été soumis, étaient également des Collemboles et des Thysanoures. Cependant j'ai pu voir, à Grenoble, un exemplaire du *Royerella Tarissani* Bed. (Coléoptère Silphide) recueilli par le Dr Guédel dans une petite grotte près de Pont-en-Royans, de sorte qu'on ne peut pas dire que les Silphides cavernicoles font défaut dans les grottes de la vallée de la Bourne. Leur grande rareté est toutefois certaine et s'explique difficilement dans cette région où abondent les grottes à stalactites et qui se trouve si près des massifs de la Grande-Chartreuse et du Vercors, riches tous deux en Coléoptères troglobies.

Grottes de la vallée de la Bourne. — Les quelques grottes ci-dessus ne sont pas les seules qui existent dans la vallée de la Bourne. Il en existe au contraire, un très grand nombre

dont on trouvera l'indication ou la description dans O. DÉCOMBAZ (**1898**, **1899**, **1902**).

Grotte de Pré-Martin. Dans cette grotte, située à 1 km. 700 en amont de Pont-en-Royans, sur la rive droite de la Bourne (voir O. DÉCOMBAZ, **1899**, p. 374-376), le Dr Guedel, de Grenoble, a recueilli un exemplaire de *Royerella Tarissani* BED. (Coléoptère Silphide) que j'ai pu examiner. Cette espèce était connue jusqu'à présent des grottes de Vercors et du plateau de Lente.

JEANNEL.

314. Grotte des Ferrières.

Située à un quart d'heure de la ferme qui se trouve à l'extrémité du premier lacet de la route de La-Chapelle-en-Vercors à Lente, par Les Ferrières, commune et canton de La-Chapelle-en-Vercors, département de la Drôme, France. — *Altitude :* 1050 m. env. — *Roche :* Calcaire. — *Date :* 2 avril 1911.

Matériaux : Coléoptères, Collemboles, Thysanoures, Myriapodes, Aranéides, Chernètes, Acariens, Oligochète. — *Numéro :* **427**

Cette grotte que j'ai appelée « grotte de Ferlières » (**1911**, p. 589) d'après les renseignements que j'avais reçus de Valéry Mayet, s'appelle en réalité « grotte des Ferrières », du nom du hameau « Les Ferrières ».

Elle s'ouvre par une petite entrée ogivale dissimulée dans les taillis ; un étroit boyau, long d'une dizaine de mètres, tourne d'abord à gauche jusqu'au fond d'un petit aven encombré de feuilles mortes, puis à droite jusqu'à une grande salle où on accède en escaladant une pente stalagmitique.

Cette salle a 30 à 40 m. de long, sur 6 à 7 m. de largeur ; elle est irrégulière et présente un ressaut de 4 m. qu'il faut descendre au moyen d'une échelle. Elle est humide et très stalagmitée, une flaque d'eau occupe la partie la plus basse et le sol est couvert de débris de paille brûlée constituant

une abondante source de nourriture pour les Cavernicoles.

Au fond de cette première salle, un passage étroit dans un barrage stalagmitique conduit à une petite chambre très concrétionnée, où on peut descendre avec cinq mètres d'échelle et dans le plancher de laquelle s'ouvrent deux petits avens. Ch. Fagniez est descendu dans l'un d'eux et l'a trouvé obstrué à quelques mètres de profondeur.

Dans cette petite caverne, la faune est très variée, quoique peu abondante comme individus. Dans le couloir d'entrée et dans le fond d'aven se tiennent des grands Aranéides et de nombreux Acariens.

Au pied de la pente stalagmitique qui permet d'accéder à la grande salle, se trouvent, dans le couloir d'entrée, des cailloutis noyés dans l'argile détrempée. En retournant les pierres, aux endroits les plus mouillés, se prennent là plusieurs Coléoptères : *Anophthalmus Villardi* Ab., *Royerella Tarissani* Bed., *Cytodromus dapsoïdes* Ab. L'Anophthalme marche à pas lents, mais il se dissimule et disparaît très vite dans l'argile mouillée dès qu'il vous aperçoit, de sorte que sa capture est parfois difficile.

Dans la grande salle, les Collemboles sont assez nombreux dans les débris de paille, les Myriapodes (Diplopodes) sont rares, les Isopodes et Aranéides font défaut. Quant aux Coléoptères, on trouve quelques *Cytodromus* sur les stalactites, de rares *Royerella* sous les pierres ; j'ai recueilli un *Leptinus testaceus* Müll. courant à terre et Fagniez a eu la chance de trouver un exemplaire du rare *Aphaenops Gounellei Argodi* Ab. sous une petite pierre au fond de la grande salle.

Jeannel.

315. Grotte des rochers Martel.

Située au lieu dit « Bas des Bouches », sur la route forestière de la montagne du Play, commune et canton de La-Chapelle-en-Vercors, département de la Drôme, France. — *Altitude :*

1200 m. env. — *Roche :* Calcaire. — *Date :* 2 avril 1911.

Matériaux : Diptères, Trichoptères, Orthoptères, Aranéides, Opilionides. — *Numéro :* **428.**

Cette petite grotte a été découverte récemment par le guide Bernard de La-Chapelle-en-Vercors, en enlevant des pierres pour des travaux de route. Elle s'ouvre à 4 m. au-dessus de la route forestière. C'est une sorte de petit aven formé par un étroit boyau long de 25 m. et descendant en pente très raide. Les parois sont argileuses, stalagmitées par place, et le fond de l'aven est formé par une petite chambre arrondie où ont été découverts, paraît-il, des squelettes d'Ours.

Cette grotte ne renferme pas de faune troglobie véritable. Les seuls animaux remarquables que j'aie recueillis sont un petit *Dolichopoda* (Orthoptère) et des Opilionides posés sur les parois en si grand nombre par place, qu'ils les recouvraient comme d'un réseau, avec leurs longues pattes.

Jeannel.

316. Grotte de la Luire.

Située sur la rive droite de la Vernaison, au lieu-dit « Les Roches », entre La Britière et Rousset, commune de Saint-Agnan-en-Vercors, canton de La-Chapelle-en-Vercors, département de la Drôme, France. — *Altitude :* 800 m. env. — *Roche :* Calcaire. — *Date :* 2 avril 1911.

Matériaux : Cheiroptères, Coléoptères, Diptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Chernètes, Phanérogames. — *Numéro :* **429.**

Cette grande caverne a été décrite tout d'abord par E. Mellier (**1897**, p. 194), puis par O. Décombaz (**1899**, pp. 396-405). Décombaz évalue sa longueur totale à 430 m. et en a publié (p. 397) un plan détaillé.

Malgré son importance, cette belle grotte ne renferme pas

de faune cavernicole intéressante ; les scialets qui occupent le fond des galeries fonctionnent en effet comme trop-pleins et déversent des torrents d'eau dans la caverne en temps de crue. Aussi la paroi sont-elles lavées.

Au bord du grand scialet j'ai recueilli quelques Collemboles dans des débris de paille brûlée. Dans la partie de la galerie du nouveau scialet où pénètre la lumière du jour se tenaient des grands Aranéides et quelques Diptères. Le Coléoptère recueilli enfin est un *Lesteva* qui courait dans les débris de paille.

Jeannel.

317. Grotte du Brudour.

Située dans la forêt de Lente, aux sources du Brudour, dans la commune de Bouvante, canton de Saint-Jean-en-Royans, département de la Drôme, France. — *Altitude :* 1400 m. env. — *Roche :* Calcaire. — *Date :* 3 avril 1911.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Laboulbeniacées. — *Numéro :* **430**.

Le torrent du Brudour sort de la grotte du Brudour, au sud du Pot de l'Etang, à 300 m. env. de la route forestière. On accède à la grotte en remontant la rive gauche très escarpée du torrent, qui conduit à un large vestibule où se trouvaient, lors de notre visite, de belles stalactites de glace. Pour pénétrer dans la caverne, il est nécessaire d'entrer dans l'eau et de traverser le torrent qui sort en grondant d'une large galerie qu'on laisse à droite ; sa température est de 5° C.

Dès qu'on a traversé le Brudour, on trouve devant soi, sur la rive droite, un couloir long de 30 m. qu'il faut parcourir pour parvenir aux salles sèches de la caverne. Ce couloir est très élevé, ses parois ne sont pas concrétionnées, le sol est formé d'une couche d'éboulis sous lesquels on entend couler de l'eau. Il est enfin parcouru par un violent courant d'air. Ce couloir

aboutit à une salle arrondie, très haute de plafond, d'où se détachent quatre autres couloirs formant patte d'oie.

1° Le plus à droite, très bas de plafond, encombré d'éboulis, rejoint le cours souterrain du Brudour après une vingtaine de mètres. Il accède à une grande salle occupée par le torrent qui la traverse en grondant et dans laquelle des cascades tombaient de tous côtés. Les rives du Brudour sont formées d'amas de pierres et d'argile avec de grandes quantités de débris végétaux. Un petit diverticule de ce premier couloir aboutit également dans la grande salle du Brudour, mais sur une corniche, à 4 m. au-dessus du torrent.

2° Le second couloir à droite, qu'on atteint en escaladant quelques rochers, conduit encore dans la salle du Brudour, mais il débouche dans la paroi, sur une seconde corniche plus élevée, à une dizaine de mètres au-dessus du torrent. Ce couloir est stalagmité, humide et parcouru par un violent courant d'air.

3° Le troisième couloir monte en pente rapide et se transforme bientôt en une cheminée très élevée d'où tombe une cascade. Cette cascade, très abondante, semble venir de la voûte qui a certainement 20 m. de hauteur à cet endroit.

4° Le couloir de gauche enfin, est le plus important des quatre. Il monte à 45° environ pendant 40 mètres. Il est très concrétionné, très humide et conduit à une petite chambre supérieure où se trouve une flaque d'eau à fond d'argile.

Les températures varient dans les diverses parties de cette caverne qui semble n'être qu'une série de dérivations anciennes du cours souterrain du Brudour.

La température de l'air dans toutes les salles et tous les couloirs est de 4°5 C. Cependant on trouve qu'il fait plus chaud dans la grande salle où coule le Brudour, car c'est le seul endroit de la caverne où il ne se fasse pas sentir de courant d'air. La température de l'eau de Brudour est de 5° C, celle des cascades tombant de la voûte et celle des eaux des galeries de gauche est de 4° 1 C. Ces eaux à 4° 1 C sont certainement des eaux d'infiltration et leur basse température provient de ce que la

surface du sol dans la forêt de Lente était encore recouverte d'un épais manteau de neige le 3 avril.

Il existe très peu de ressources alimentaires dans toute la grotte ; seules les rives du Brudour sont couvertes de débris végétaux. D'autre part, les pierres sont si nombreuses sur le sol et l'humidité est si considérable que la faune est extrêmement disséminée. On ferait certainement de meilleures chasses en été, alors que certaines parties seulement de la grotte sont humides et que les investigations peuvent être circonscrites.

Les animaux que nous avons recueillis sont d'ailleurs très peu nombreux. Dans la grande salle où coule le Brudour, nous avons recueilli sous les pierres et dans les débris végétaux quelques *Cytodromus dapsoïdes* Ab. (Coléoptère) et le cadavre d'un *Aphaenops Gounellei* couvert de Laboulbéniacées. Dans la petite salle élevée qui se trouve en haut de la galerie de gauche, Ch. Fagniez a recueilli, sous une petite pierre, un bel exemplaire vivant de l'*Aphaenops Gounellei* et sur les parois des couloirs nous avons pris quelques Diptères. Malgré de minutieuses et patientes recherches pendant plusieurs heures, nous n'avons pas trouvé d'autres êtres vivants.

Jeannel.

318. Grotte de Mollans.

Située sur la rive gauche du cañon traversé par le Toulourène, commune de Mollans, canton de Buis-les-Baronnies, département de la Drôme, France. — *Altitude :* 300 m. env. — *Roche :* Calcaire. — *Date :* 5 avril 1911.

Matériaux : Cheiroptères, Coléoptères, Diptères, Collemboles, Myriapodes, Isopodes. Parasites des Cheiroptères : Pupipares sur Cheiroptères 431 *b ;* Acariens sur Cheiroptères 431 *a* et *b ;* Ixodes sur Cheiroptères 431 *a*. — *Numéro :* **431**.

J'ai exploré cette grotte avec MM. A. Argod-Vallon et Ch. Fagniez.

L'entrée forme un petit portail d'où descend un thalweg de roches roulées recouvertes de mousse. On suit d'abord pendant une vingtaine de mètres un couloir descendant en pente assez raide, dont le sol et les parois sont polies et lavées par les eaux. Toute la grotte, en effet, fonctionne comme trop-plein des eaux souterraines que nous trouverons au fond. Au bout de ces 20 mètres, on trouve le couloir barré par un petit bassin d'eau alimenté par un griffon jaillissant au pied de la paroi de droite et dont les eaux se perdent presque aussitôt dans le sol. L'eau de ce griffon jaillit à 11°75 C.

Après avoir franchi ce bassin d'eau, on suit encore pendant une trentaine de mètres un couloir horizontal, mais à parois corrodées et découpées en arrêtes tranchantes, sans aucune formation stalagmitique ancienne ou récente, et on arrive ainsi à un lac profond de 2 ou 3 m. dont l'eau s'écoule en bouillonnant dans un trou de la paroi de droite. Ce lac occupe toute la largeur du couloir qui semble continuer en tournant à droite. Notre guide affirmait qu'aux basses eaux, on pourrait parcourir encore une vingtaine de mètres et qu'on serait alors arrêté par siphonnement.

Au-dessus du lac et à gauche, on peut enfin gagner facilement une galerie supérieure sèche qui revient vers l'entrée en se superposant exactement au couloir inférieur. Des communications nombreuses existent entre les deux et la galerie supérieure se termine brusquement au bout de 15 m. env., par un à-pic dans le plafond du couloir inférieur.

Les ressources alimentaires sont assez copieuses dans toute la grotte, formées de crottes de Chauves-Souris, de débris végétaux, de moisissures, aussi les animaux abondent-ils, surtout dans la galerie supérieure. Les Collemboles (Podurelles et Anurides) sont particulièrement nombreux avec un Trichoniscide de très petite taille. Nous n'avons recueilli aucun Aranéide, mais les Coléoptères étaient représentés par les Staphylinides habituels du guano (*Atheta*), mais aussi par un Aléocharien aveugle, habituellement endogé (*Paraleptusa*).

Dans le lac, les engins n'ont pris aucun être vivant. D'ailleurs, cette eau courante, à fond rocheux, ne semble guère favorable à l'existence d'une faune cavernicole aquatique.

JEANNEL.

319. Grotte d'Albarea.

(Deuxième exploration, voir BIOSPEOLOGICA II, p. 525).

Située à une heure et demie de Sospel, près du sentier qui monte au col du Razet, commune et canton de Sospel, département des Alpes-Maritimes, France. — *Altitude :* 800 m. env. — *Roche :* Brèche calcaire du jurassique supérieur. — *Date :* 8 avril 1911.

Matériaux : Coléoptères, Orthoptères, Thysanoures, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Isopodes, Mollusques, Oligochètes. — *Numéro :* 432.

C'est à RIVIÈRE (1881) qu'on doit la première description de cette grotte, qui est aussi une station archéologique intéressante.

Sa longueur totale est de 60 m. env. J'ai pu me rendre compte qu'il n'existe pas d'étage supérieur et que j'avais parcouru toute la caverne en 1905. Le vide laissé par un énorme bloc décollé de la voûte donne l'apparence de l'amorce d'une galerie supérieure, mais j'ai pu contourner ce bloc et acquérir la certitude que j'étais bien au fond. D'ailleurs, cette grotte d'Albarea est creusée dans une brèche à éléments calcaires de taille très variable et faciles à désagréger. C'est une petite grotte d'effondrement et non une galerie creusée par la circulation d'eaux souterraines.

La température de l'air dans la salle du fond est de 8°75 C ; l'humidité partout est considérable. La grotte était d'ailleurs bien plus humide cette fois, en avril, qu'elle ne l'était lors de ma première visite, en septembre 1905 ; aussi ai-je trouvé une faune bien plus riche. Toute la grotte était semée de débris végétaux et les pierres abondaient sur le sol, reposant par endroits dans l'argile détrempée.

Dans le couloir d'entrée, j'ai recueilli un *Dolichopoda* (Orthoptère), des Collemboles, des Oniscides et quelques *Lithobius*.

Dans la première salle, sous les pierres et dans les débris végétaux, j'ai trouvé de nombreux Isopodes, des Aranéides, des Diplopodes, un exemplaire femelle du *Bythinus maritimus* (Coléoptère) et enfin cinq exemplaires du *Trechus* (*Anophthalmus*) *Cailloli* Dev. que je n'avais pas pu rencontrer en septembre 1905, malgré de patientes recherches ; mais alors la première salle de la grotte était absolument sèche. Dans les racines des plantes pénétrant dans la grotte, j'ai recueilli un certain nombre d'exemplaires d'un beau Gloméride cavernicole jusqu'alors inconnu dans la région. Au pied de gros blocs éboulés enfin, dans des cailloutis et débris d'ossements humains pétris dans l'argile détrempée, j'ai pris un certain nombre d'Isopodes, des Silphides (*Parabathyscia Spagnoloi Devillei* Jeann.), un *Trechus Cailloli* et j'ai vu, sans pouvoir malheureusement les saisir, deux exemplaires d'un petit *Kaenenia* (Palpigrade) qui se sont sauvés rapidement dans l'argile humide (1).

Sur les rochers humides, dans toute la grotte et particulièrement dans la grande salle du fond, se tenaient enfin de nombreux Trichoniscides, des *Campodea* (Thysanoures), des Aranéides et des Silphides (*Parabathyscia*). A signaler encore l'existence d'un remarquable Myriapode (Symphyle ?) dont j'ai recueilli un exemplaire sous une pierre reposant dans l'argile.

Jeannel.

320. Le Perthus del Drac.

Situé à 300 m. en aval de Lucéram, sur la rive droite de la vallée, commune de Lucéram, canton de l'Escarène, département des Alpes-Maritimes, France. — *Altitude :* 620 m. — *Roche :* Calcaire. — *Date :* 11 avril 1911.

(1) On sait qu'un *Kaenenia* cavernicole (*K. spelea* Peyer.) a été découvert dans une grotte des Basses-Alpes.

Matériaux : Cheiroptères, Coléoptères, Diptères, Orthoptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Chernètes, Isopodes, Mollusques. Parasites des Cheiroptères : Pupipares sur Cheiroptères 433 *a* et *b ;* Ixodes sur Cheiroptère 433 *b.* — *Numéro :* **433.**

Le ruisseau dit « La Foux » sort de la grotte par quelques griffons répartis dans le couloir d'entrée et dans de petits orifices voisins. On pénètre dans la grotte par un couloir, large de 1 m., haut de 1 m. 50 env., que la Foux occupe en entier.

Ce couloir, long de 5 à 6 m., donne accès à une petite salle où la lumière du jour pénètre. Le griffon principal jaillit au pied de la paroi opposée à l'entrée, de sorte que le Foux divise cette petite salle en deux moitiés.

Sur la rive gauche, une pente d'éboulis humides monte jusqu'à deux petits orifices par où se voit la lumière du jour. Sur la rive droite s'amorce un étroit boyau argileux dont le sol est formé par un lit de ruisseau à sec et qui, au bout d'une dizaine de mètres, aboutit à une deuxième salle au fond de laquelle on retrouve le cours souterrain de la Foux. Elle coule assez rapidement entre deux talus d'argile, et sort d'un étroit boyau très argileux et bas de plafond que GAVET (**1901**, p. 205) a pu remonter jusqu'à 102 m. de l'entrée. En aval, elle se perd dans la paroi droite de la grotte pour réapparaître en totalité, semble-t-il, dans la première salle. La température de l'eau était de 10° C, celle de l'air dans la deuxième salle, de 12°2 C.

Dans toute la grotte la faune est rare. Dans la deuxième salle j'ai pris quelques Collemboles, un Diplopode et de grands Trichoniscides décolorés sur quelques petits amas de guano de Chauve-Souris. Dans la première salle, dans les éboulis, j'ai recueilli des Collemboles, un petit Trichoniscide blanc, des Aranéides et un *Bythinus* (Coléoptère). Sur les parois de la première salle enfin, se tenaient des Orthoptères (*Dolichopoda*), de très nombreux Lépidoptères (*Spintherops spectrum ?*) dont beaucoup étaient

accouplés, des Aranéides (*Meta*) et quelques rares Diptères.

Il n'existe pas de faune aquatique dans le ruisseau souterrain, dont le courant d'ailleurs est très rapide.

M. Audibert, de Lucéram, propriétaire du Perthus del Drac m'a encore fourni les renseignements suivants sur quelques grottes que je n'ai pas pu visiter. Ce sont :

L'**Aven du Col de Moulinet** situé près de Peira-Cava, à 150 m. au-dessus du col de Moulinet, dans la cime de Peira-Cava. Cet aven est, paraît-il, fort profond ; il n'a jamais été sondé. On peut descendre assez bas sans l'aide d'agrès.

Les **grottes des Barbés,** situées dans la cime de Rocca-Serra, au-dessus du col de Saint-Roch, sur le chemin de Lucéram à Duranus. Ce seraient deux grottes sèches, anciens repaires de brigands.

JEANNEL.

321. Grotte de Cousson.

Située près de la ville, commune et canton de Digne, département des Basses-Alpes, France. — *Altitude :* 1500 m. — *Roche :* Calcaire liasique. — *Date :* 18 décembre 1910.

Matériaux : Diptères. — *Numéro :* **434**.

Cette grotte a été fouillée pour la première fois par P. DE PEYERIMHOFF (**1906**, p. 207) qui entre autres espèces remarquables y avait trouvé un intéressant Diptère aptère (*Chionea*). M. Ch. Fagniez a retrouvé en décembre 1910 un exemplaire de ce *Chionea* dans les détritus humides près de l'entrée de la caverne et a eu la générosité de nous en faire don.

322. Souterrains de Pont Saint-Esprit.

Situés au confluent de l'Ardèche et du Rhône, sous la citadelle de Pont-Saint-Esprit, commune et canton de Pont-Saint-Esprit, département du Gard, France. — *Altitude :* 40 m. env. — *Roche :* Calcaire. — *Date :* 19 mai 1911.

Matériaux reçus de M. le capitaine Magdelaine : Myriapodes, Aranéides, Opilionides, Isopodes, Mollusques, Oligochètes. — *Numéro :* **443**.

M. le capitaine Magdelaine nous écrit que ces souterrains sont de vastes cellules obscures, très humides en certains endroits, dont certaines parois sont creusées dans le roc et recouverts de cristallisations. Elles sont en partie inondées par le Rhône en hiver. Le sol est argileux, formé du limon du fleuve ; on y trouve de nombreux détritus et du guano de Chauve-Souris.

323. Grotte d'en Brixot.

Située près de la ferme d'en Brixot, à la Preste, commune et canton de Prats-de-Mollo, département des Pyrénées-Orientales, France. — *Altitude :* 1250 m. env. — *Roche :* Calcaires carbonifères. — *Date :* 1er juillet 1911.

Matériaux (recueillis dans la grotte) : Coléoptères, Diptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Mollusques, Champignons. — *Numéro :* **444**.

Matériaux (recueillis à l'entrée de la grotte principalement par tamisage) : Coléoptères, Diptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Opilionides, Chernètes, Acariens, Isopodes. — *Numéro :* **444** *A*.

MM. Argod-Vallon, Fage, Fagniez et Serulaz nous ont aidé à explorer cette grotte et la suivante.

L'entrée basse donne accès dans un court vestibule tapissé de mousses. Dans le fond, un trou d'homme livre passage dans un couloir bas encombré de stalactites ; suit une galerie irrégulière de 2 à 4 m. de largeur se terminant par une petite chambre incrustée. La longueur totale atteint 40 m. env.

Companyo (**1861**, p. 127) vante la beauté des stalactites de cette grotte entièrement tapissée d'incrustation et pourvue de nombreux piliers et bornes. Actuellement tout ce qui faisait saillie a été enlevé ; la dévastation est complète.

Le sol est rocheux avec, par place, des bancs argileux. Les suintements sont abondants et forment de petites flaques d'eau sur le sol. L'agitation de l'air est nulle.

Au fond : thermomètre sec : 9°5 C ; thermomètre humide : 9°2 C ; baromètre : 658 mm. ; humidité 95,5 % (sans corr. de press.) ; température de l'eau : 8°7 C.

Quelques crottes de Chauves-Souris et de rares débris ligneux sur le sol. Les animaux sont peu nombreux. *Telema tenella* E. SIM. fait seule exception. Cette Araignée complètement aveugle tisse des toiles triangulaires, horizontales, relativement étendues, sur le sol, entre les pierres comme parmi les anfractuosités des stalactites. Sa ponte est représentée par un ou plusieurs cocons discoïdes suspendus à la toile. M. Fage nous signale que chaque cocon ne contient qu'un seul œuf entouré d'une capsule aplatie, en fil. L'Araignée est très délicate et peu agile.

Les Silphides sont représentés par *Speonomus Delarouzei* FAIRM.

JEANNEL et RACOVITZA.

324. Grotte Sainte-Marie.

(Troisième exploration, voir BIOSPEOLOGICA XVI, p. 81).

Située à 1 km. au nord-ouest de l'établissement thermal de la Preste, commune et canton de Prats-de-Mollo, département des Pyrénées-Orientales, France. — *Altitude :* 1250 m. env. — *Roche :* Calcaires carbonifères. — *Date :* 1er juillet 1911.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Oligochètes, Champignons. — *Numéro :* **445**.

Les entomologistes ont souvent confondu cette grotte, dont la découverte est assez récente, avec la grotte d'en Brixot connue depuis fort longtemps. Les gens du pays vous conduisent toujours à la grotte Sainte-Marie, qui leur semble plus intéressante, quand on leur parle des grottes de la Preste. Le Sil-

phide qui intéresse les entomologistes, *Speonomus Delarouzei* FAIRM est commun dans les deux, mais il fut découvert dans la grotte d'en Brixot.

La salle du fond. surmontée d'une haute cloche, doit avoir un plafond très mince. Les eaux pluviales doivent s'y infiltrer très facilement et élever la température. A notre première visite (**1910**, p. 82). il n'avait pas plu depuis longtemps, les suintements du plafond étaient peu abondants et les rapports de température entre l'air et l'eau étaient normaux : air : 10° C ; eau : 9°5 C. Cette fois, après des pluies violentes, nous avons trouvé : air : 9°5 C ; eau : 10°3 C.

Speonomus Delarouzei FAIRM est toujours abondant mais répandu dans toute la grotte, car partout l'humidité était grande. Lors de notre première visite, seule la salle du fond était très humide et tous les *Speonomus* s'y étaient réfugiés.

Nous n'avons trouvé cette fois ni larves de Salamandre, ni *Canthocamptus Zschokei* et *C. pygmaeus* (Copepodes) si abondants l'autre fois.

JEANNEL et RACOVITZA.

325. Espluga Llorna.

Située au pied de la falaise de San Miguel, sur le territoire du termino municipal de Espluga de Serra, partido de Tremp, provincia de Lerida, Espagne. — *Altitude :* 1355 m. env. — *Roche :* Conglomérats tertiaires. — *Dates :* 16 juillet 1911.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Collemboles, Myriapodes, Acariens, Champignons. — *Numéro :* **447**.

Il faut moins d'une heure pour arriver du village au pied de la falaise de San Miguel qui couronne la Sierra de Llieras. L'entrée de la grotte, qui sert de bergerie, se voit de loin. C'est une imposante ogive de 10 m. env. de large sur 15 m. env. de hauteur. On pénètre dans une longue galerie régulière (90 m. env.), d'abord horizontale, claire, sèche, à sol recouvert de

poussière, ensuite montante, obscure, humide, parcourue par un fort courant d'air. On aboutit ainsi à une nef irrégulière, à parois distantes de 35 à 50 m., avec une cloche au plafond de 50 m. env. de hauteur, très humide, incrustée en partie, avec flaques d'eau sur le plancher. On parcourt ensuite 10 à 15 m. de couloir à sol montant et argileux et l'on passe sous une cheminée ouverte dans le plafond. Enfin, par un portail plus bas, on pénètre dans une salle régulièrement ronde, sèche, à sol poussiéreux et couvert d'os de chèvres et de mouton. Dans un coin s'ouvre une cheminée qui déverse de l'air froid.

La direction générale de cette grotte presque rectiligne est sud-nord ; sa longueur totale 190 m. env.

Dans la salle ronde du fond : thermomètre sec : 10°5 C ; thermomètre humide : 9°8 C ; baromètre : 652 mm. ; humidité : 91 % (sans corr. de press.).

Dans la nef : thermomètre sec : 7°8 C ; thermomètre humides 7°5 C ; humidité : 95,5 % (sans corr. de press.) ; température de l'eau : 6°8 C.

Nous n'avons pas vu de Chauves-Souris, mais leurs crottes éparses sont fréquentes ; quelques débris ligneux jonchent le sol. Le seul animal très abondant est *Speonomus latebricola* Jeann. (Col. Silphide) mais on ne le trouve que dans les régions humides. Le fait exceptionnel à signaler est qu'il ne fuit pas les parties de la grotte parcourues par le courant d'air déjà signalé ; il se tient cependant dans ce cas derrière les roches formant abris.

Dans toute la grotte, les Némocères (Lycoriides) étaient abondants, mais dans la salle ronde et sèche du fond, leur nombre était si prodigieux que les parois en étaient tapissées et que le bruit de leurs ailes produisait un bourdonnement continu qu'on entendait du milieu de la grotte. Mais aucun autre animal ne fut trouvé dans cette salle.

Cova dels Tremolices. Ce serait une grotte de longueur médiocre, mais obscure et pourvue de flaques d'eau. Située

au lieu-dit Les Tremolices, elle s'ouvre dans la Sierra de Lleras sur le territoire d'Espluga de Serra.

Coves de Espluga de Serra. Une Cova sans nom est située près de l'Esplluga Llorna et serait claire. D'autres baumes et abris sous roches de dimensions considérables existent sur le territoire du termino municipal de Espluga de Serra et servent à abriter les troupeaux.

JEANNEL et RACOVITZA.

326. Lo Grallé.

Située au lieu-dit Fayada del Castellet, sur le territoire de ce hameau, termino municipal de Espluga de Serra, partido de Tremp, provincia de Lerida, Espagne. — *Altitude :* 1275 m. env. — *Roche :* Conglomérats tertiaires. — *Date :* 17 juin 1911.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Trichoptères, Thysanoures, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Opilionides, Acariens, Oligochètes, Champignons. — *Numéro :* **448.**

Il faut une demi-heure de chemin de Castellet à la grotte qui est située dans le banc inférieur bleuâtre des Conglomérats formant la chaîne allant de la Sierra de Lleras à la Noguera Ribargozana. Par l'entrée étroite et basse, on pénètre dans un couloir clair (5 à 6 m.) fermé par un massif stalagmitique qui possède cependant, entre deux piliers, un trou d'homme donnant sur un puits très incrusté et peu profond (2 m. env.), au fond duquel il y a un petit bassin aquifère alimenté par une faible source Ensuite vient un couloir irrégulier et tortueux, non incrusté, prolongé vers le haut et le bas par une faille ; nous l'avons suivi sans en voir la fin pendant 80 m. env. Dans ce trajet, une niche incrustée avec une petite flaque aquifère fut rencontrée.

Il est probable que le petit ruisselet a d'abord creusé le couloir, dont la forme est bien celle des lits de ruisseaux souterrains, le long d'une faille, ensuite un accident tectonique provoqua

l'agrandissement de la fracture et le ruisseau dut déménager en profondeur. L'agitation de l'air est nulle.

Dans le couloir du fond : thermomètre sec : 7°5 C ; thermomètre humide : 7° C ; baromètre : 658 mm. ; humidité : 92, 5 % (sans corr. de press.) ; température de l'eau : 6°6 C.

Température de la source : 6°5 C.

Le couloir du fond est azoïque quoiqu'il y ait des crottes de Chauves-Souris éparses. Par contre, les animaux sont très nombreux autour du bassin aquifère et dans le puits incrusté ; on y trouve d'ailleurs des débris ligneux en abondance. *Speonomus latebricola* Jeann. et *Speophilus quadricollis* Jean. (Col-Silphides) vivent mêlés sur le sol.

Cova del Wurp est un très vaste abri sous roche situé sur le territoire de Castellet.

Jeannel et Racovitza.

327. Cova fosca del San Gervas.

Située vers le milieu de la falaise du San Gervas et à sa base, sur le territoire de Torre de Tamurcia, termino municipal de Espluga de Serra, partido de Tremp, provincia de Lerida, Espagne. — *Altitude :* 1665 m. env. — *Roche :* Calcaires du crétacique supérieur. — *Date :* 18 juin 1911.

Matériaux : Coléoptères, Myriapodes. — *Numéro :* **449**.

Le vaste portail ogival qui sert d'entrée donne accès à un couloir clair au fond duquel, à droite, s'amorce un couloir fortement ascendant, obscur, mais sec et poussiéreux, très peu incrusté et parcouru par un courant d'air violent. Des éboulis récents encombrent ce passage dangereux. La longueur explorée atteint 70 m. env.

En résumé, on a affaire à une baume dans le fond de laquelle s'ouvre un aven plus ou moins colmaté.

La condition d'existence étant mauvaise, les Troglobies manquent.

Jeannel et Racovitza.

328. Cova del Sanat.

Située au pied de la région ouest de la falaise du San Gervas, sur le territoire de Llastarri, termino municipal de Espluga de Serra, partido de Tremp, provincia de Barcelona, Espagne. — *Altitude :* 1665 m. env. — *Roche :* Calcaire crétacique supérieur. — *Date :* 18 juin 1911.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Opilionides. — *Numéro :* 450.

L'entrée de cette grotte est une des plus majestueuses que nous ayons vues. C'est une gigantesque ogive de 30 m. env. de large sur plus de 150 m. de hauteur, formée sur le trajet d'une faille, comme d'habitude. On monte sur un talus de roches éboulées jusqu'à un portail en forme de voûte surbaissée, de 30 m. env. de large sur 10 m. env. de hauteur, à partir duquel le sol devient horizontal ; on se trouve dans une grande salle claire, de 40 m. env. de diamètre, tapissée de plantes vertes inférieures. Au fond et à droite s'ouvre une petite chapelle irrégulière, obscure, avec suintements abondants, incrustations variées, sol argileux, et atmosphère calme.

Dans la chapelle : thermomètre sec : 9°5 C ; thermomètre humide : 9° C ; baromètre : 628 mm. ; humidité : 93,5 % (sans corr. de press.).

La chapelle présente seule des conditions d'existence favorable. Pas de Chauves-Souris, mais quelques crottes éparses et des débris ligneux. Les Diptères et en particulier les Lycoriides sont particulièrement abondants ; le *Speonomus latebricola elongatus* Jeann. (Col. Silphide) est moins fréquent.

Falaise du San Gervas. Le massif du San Gervas est formé du côté d'Espluga de Serra par un soubassement à forte pente, couronné par une falaise continue d'une grande hauteur et d'une verticalité parfaite. Les cartes donnent pour la crête la plus haute de la falaise 1881 m. ; l'altimétrique nous a indiqué à

la base 1665 m., avec une faible erreur probable, en plus.

Cette falaise est une des plus pittoresques qu'on puisse voir. Peu découpée en général, elle possède néanmoins des tours et sa base est creusée de baumes gigantesques et de vastes abris sous roches. Toutes ces cavités furent ou sont encore utilisées par les bergers pour parquer les troupeaux. Leur sol est couvert de fumier dans lesquel les *Akis* (Coléoptères) abondent.

Outre les deux baumes décrites plus haut, mentionnons encore deux autres plus remarquables.

Forat Roig est une baume étroite, claire, de 40 m. env. de longueur et 50 m. env. de hauteur, formée sur l'emplacement d'une diaclase.

Cova gran est un très vaste abri sous roche.

JEANNEL et RACOVITZA.

329. Minas de Canal.

Située près du Collet de Sofego, sur le territoire de Llastarri, termino municipal de Espluga de Serra, partido de Tremp, provincia de Lerida, Espagne. — *Altitude :* 1275 m. env. — *Roches :* Calcaires crétaciques. — *Date :* 18 juin 1911.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Collemboles, Aranéides, Opilionides, Isopodes, Champignons. — *Numéro :* **451**.

On voit de la route muletière deux entrées de grottes superposées. La supérieure donne accès dans une petite grotte naturelle, formée par une salle irrégulière encombrée en partie par des éboulis, et azoïque. Au fond, à gauche, on a creusé une galerie de mine.

L'entrée inférieure, également naturelle, a servi comme point de départ à une galerie de mine fortement descendante, creusée dans une large diaclase colmatée par de l'argile. La galerie est très humide partout, mais les incrustations manquent complètement. Un courant d'air, venant par une cheminée

naturelle qui s'ouvre près de l'entrée, parcourt la galerie mais ne se fait plus sentir au fond. La longueur totale ne dépasse pas 60 m. env.

Au fond de la galerie inférieure : thermomètre sec : 10°8 C ; thermomètre humide : 10°2 ; baromètre : 658 mm. ; humidité : 92, 2 % (sans corr. de press.).

Tous les animaux furent trouvés au fond de la galerie inférieure, sauf les Némocères (Lycoriides) posés partout sur les parois en très grand nombre ; leur vol produit un bourdonnement très fort et continu. Deux Coléoptères Silphides furent capturés : *Speonomus Sancti-Gervasi* JEANN. et *S. latebricola elongatus* JEANN. Ni Chauves-Souris, ni crottes.

La présence de Troglobies vrais dans cette mine n'est pas faite pour surprendre. Elle est creusée dans le calcaire et les galeries artificielles recoupent des cavités naturelles. Que les Troglobies qui habitent l'intérieur d'un massif calcaire viennent se faire prendre dans une grotte naturelle ou dans une galerie artificielle, cela n'a aucune signification autre que celle d'indiquer que les deux cavités leur fournissent actuellement des conditions d'existence favorables.

JEANNEL et RACOVITZA.

330. Esplluga de Las Tosas.

Située près de la crête de la Serra de Las Tosas, territoire et termino municipal de Bonansa, partido de Benabarre, provincia de Huesca, Espagne. — *Altitude :* 1662 m. env. — *Roche :* Conglomérats éocènes. — *Date :* 19 juin 1911.

Matériaux (recueillis dans la grotte) : Coléoptères, Diptères, Collemboles, Oligochètes, Champignons. — *Numéro :* 452.

Matériaux (recueillis à l'entrée de la grotte) : Coléoptères. — *Numéro :* 452 *A*.

La grotte est formée par une salle irrégulière, claire, de 10 m. de diamètre, communiquant avec l'extéreur d'un côté par un

couloir s'ouvrant par un orifice arrondi et, d'autre part, par un grand fossé à fleur de terre, à moitié couvert par une arcade naturelle. Au fond de la salle, un trou d'homme livre passage dans un court couloir doublé par un second étage ayant une ouverture spéciale dans la salle. On arrive ensuite a une petite chapelle très incrustée et humide, avec petites vasques aquifères. Au-dessus d'un ressaut de 2 m. env., il y a une autre petite salle incrustée, mais moins humide et dont l'atmosphère est calme. Par contre, un léger courant se fait sentir dans le couloir et la chapelle ; cette dernière possède aussi un trou à vent, qui semble être plutôt l'orifice inférieur d'une cheminée qu'une solution de continuité dans une cloison fermant d'autres galeries. La longueur totale atteint 40 m. env.

Au fond : thermomètre sec : 10°5 C ; thermomètre humide : 9°5 C ; baromètre : 625 mm.; humidité : 88, 5 % (avec corr. de pres.) ; température de l'eau : 8° C.

Pas de Chauves-Souris, mais des crottes éparses ; débris ligneux nombreux et rameaux de buis et de genêts. Les animaux se tiennent seulement dans la chapelle et la petite salle supérieure ; *Speonomus cerberus* JEANN. (Col. Silphide) de préférence autour des flaques d'eau ; les Collemboles sont nombreux sur les rameaux pourris. Les Oligochètes furent trouvés sous les pierres, à nu, sans se soucier de l'absence de terre meuble.

Dans la grande salle claire, les *Atheta* colonisent en troupes serrées le fumier de mouton qui recouvre le sol.

JEANNEL et RACOVITZA.

331. Cueva de San Salvador.

Située à 5 minutes en-dessous de la chapelle de San Salvador, près du sommet de la Sierra San Salvador, territoire de Bibils, termino municipal de Bonansa, partido de Benabarre, provincia de Huesca, Espagne. — *Altitude :* 1480 m. env. — *Roche :* Conglomérats tertiaires. — *Date :* 20 juin 1911.

Matériaux : Coléoptères, Thysanoures, Collemboles, Myria-

podes, Aranéides, Acariens, Champignons. — *Numéro :* **453.**

Cette grotte nommée aussi « Cueva de Las Llanos», s'ouvre au ras du sol par une doline peu profonde au fond de laquelle est l'entrée proprement dite, médiocre orifice arrondi. On descend par un coin d'éboulis dans une salle irrégulièrement ovoïde, de 25 m. env. de diamètre, qui constitue toute la grotte. L'obscurité n'est à peu près complète que dans le coin de gauche. Le plafond de 3 à 4 m. de hauteur est tapissé de stalactites. Les suintements sont assez abondants mais ne forment pas de flaques sur le plancher couvert de pierres, d'argile et d'humus. L'agitation de l'air est nulle.

Au fond : thermomètre sec : 6°5 C ; thermomètre humide : 6° C ; baromètre : 639 mm.; humidité : (92,5 % sans corr. de press.).

Ni Chauves-Souris, ni guano, mais de très abondants débris ligneux. Beau développement de Champignons sur le bois.

Les Coléoptères Silphides sont représentés par *Speonomus ribargozanus* Jeann. et *S. cerberus arcticollis* Jeann.

Causse de San Salvador. Les phénomènes du calcaire sont très développés autour de la grotte. Sont surtout à signaler une série de gros pignons à surface creusées de stries de ruissellement aussi bien marquées et nombreuses que sur les pentes argileuses.

Jeannel et Racovitza.

332. Cueva Fornazos.

Située à quelques minutes du village, territoire et termino municipal de Espés, partido de Benabarre, provincia de Huesca, Espagne. — *Altitude :* 1345 m. env. — *Roche :* Calcaires triasiques. — *Date :* 20 juin 1911.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Collemboles, Myriapodes Aranéides, Champignons. — *Numéro :* **454.**

Cette grotte mentionnée dans Puig y Larraz (**1896**, p. 162)

n'a que 15 m. env. de longueur et n'est pas complètement obscure. Par un portail quadrangulaire, on pénètre dans un couloir irrégulier se terminant sur une pente d'éboulis secs.

Le fond est complètement azoïque. Le matériel provient du vestibule claire. Les Araignées surveillaient sous les pierres, des pontes sphériques.

On nous a signalé autour d'Espés les grottes suivantes :

Cueva de Alins située à proximité du village de ce nom ; serait petite et probablement claire.

Cueva de Beranuy située sur le territoire, mais assez loin du village de ce nom ; serait profonde.

La foradada vieja, citée dans Puig y Larraz (**1896**, p. 162) sous le nom de « Cueva vieja », est une grotte claire, sur le bord du rio Aras et sur le territoire d'Espés.

La foradada est une autre grotte claire, voisine de la précédente.

Jeannel et Racovitza.

333. Forato de los Moros.

Située au nord de la ferme « Station de Lacort », sur la rive droite du Barranco de Anduñiano, territoire de Jinuavel, termino municipal de Burgasé, partido de Boltaña, provincia de Huesca, Espagne. — *Altitude :* 960 m. env. (Briet 947 m.). — *Roche :* Flysh lutétien. — *Date :* 23 juin 1911.

Matériaux : Coléoptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Acariens, Isopodes, Oligochètes. — *Numéro :* **455**.

C'est Briet (**1910**, p. 5) qui a signalé et décrit cette caverne, qui se compose de couloirs formés dans des diaclases a parois peu écartées. On descend sur des éboulis, par place stalagmités, sur une longueur de 100 à 150 m. Peu de suintements, quelques rares flaques d'eau, atmosphère calme.

Au milieu : thermomètre sec : 13°2 C ; thermomètre humide 13°2 ; baromètre : 682 mm. ; humidité : 100 %.

Les animaux se tiennent seulement près de l'entrée, sur quelques débris ligneux et sur les crottes de Chauves-Souris éparses. Un Coléoptère Silphide, *Speonomus Brieti* JEANN., est assez abondant.

JEANNEL et RACOVITZA.

334. Esplluga de Barrau.

Située au lieu dit Campos de Barrau, à proximité du Forato de los Moros, territoire de Jinuavel, termino municipal de Burgasé, partido de Boltaña, provincia de Huesca, Espagne. — *Altitude :* 910 m. env. (BRIET 876 m.). — *Roche :* Flysh lutétien. — *Date :* 23 juin 1911.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Trichoptères, Thysanoures, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Isopodes, Mollusques, Champignons. — *Numéro :* **456**.

Cette grotte, signalée et décrite par BRIET (**1910**, p. 5), est comme le Forato de los Moros une grotte de diaclases dont la partie inférieure est encombrée d'éboulis. Les parois sont couvertes d'enduit stalagmitique ; les suintements sont peu abondants, mais il y a quelques flaques d'eau. Pas de courant d'air sensible. BRIET a suivi divers couloirs sur 100 m. env.

Au milieu : thermomètre sec : 13° C ; thermomètre humide : 12°9 C ; baromètre : 682 mm. ; humidité : 99 % (sans corr. de press.) ; températurede l'eau : 10°8 C.

Le fond est azoïque. Les animaux se tiennent près de l'entrée sur des crottes éparses de Chauves-Souris et des débris ligneux. *Speonomus Brieti* JEANN. (Col. Silphide) n'est pas rare.

335. Cuevas de Buerba.

Situées dans le Barranco de Buerba, sur le territoire du hameau de Buerba, termino municipal de Fanlo, partido de Boltaña, provincia de Huesca, Espagne. — *Altitude :* 955 et 945 m.

env. (BRIET, 948 et 926 m.). — *Roche :* Flysh lutétien. — *Date :* 24 juin 1911.

Matériaux : Cheiroptères, Diptères, Trichoptères, Myriapodes, Aranéides, Isopodes. — *Numéro :* **457.**

On trouvera dans le mémoire de BRIET (**1910**a, p. 146), qui le premier explora complètement cet appareil souterrain, une description détaillée, un plan et une très belle photographie de son entrée inférieure. Nous donnerons ici un résumé succinct de ce mémoire et de nos propres observations.

Dans le barranco de Buerba existent deux orifices de grottes, supposées distinctes avant l'exploration de BRIET : l'entrée du Manatuero située dans le thalweg même du barranco et l'entrée de la Malapreciata s'ouvrant à peu de distance et plus haut dans sa rive droite.

Le bassin que draine le Barranco est maintenant très restreint ; sur le plateau on voit s'amorcer un thalweg fossile qui présente plusieurs ruptures de pentes considérables et qui aboutit, par une rupture de pente également, devant le Manatuero. A partir de l'entrée de cette grotte, qui fonctionne encore comme trop-plein par temps de crues, le Barranco continue avec son thalweg, rarement fonctionnel, jusqu'au rio Yeso, à proximité duquel est une forte source, le Bibero, qui a soustrait le liquide du Barranco.

Ces ruptures de pentes indiquent que le drainage du Barranco n'a pas été fait longtemps par le thalweg épigé. Les eaux infiltrées ont dû creuser d'abord la très longue grotte de Malapreciata, maintenant abandonnée complètement par les eaux. Malgré la saison favorable et un printemps pluvieux, les suintements y étaient rares et les incrustations, très nombreuses et variées, avaient l'aspect crayeux caractéristique que donne la déshydratation. Les gours étaient vides et les coulées de stalactite argileuse laviforme abondent. Signalons de nombreuses stalactites déviées, quelquesfois à angle droit ; d'autres, grandes, sont coudées deux fois en baïonnette.

La longue galerie du Manatuero, plus basse comme niveau, fut ensuite creusée par les eaux, mais abandonnée plus tard également pour des diaclases encore plus profondes. Du moins fonctionne-t-elle encore comme trop-plein comme l'indique son nom, sa réputation dans le pays et son aspect caractéristique : parois lavées, gours pleins d'eau, incrustations rares et juchées dans les régions hautes, bancs d'argile sableuse, etc.

Briet trouva 673 m. de galeries entre les deux orifices. Un léger courant d'air se fait sentir partout.

Dans Malapreciata, au milieu ; thermomètre sec : 14°6 C ; thermomètre humide : 13°4 C ; baromètre : 676 mm. ; humidité : 87 % (sans corr. de press.) ; température de l'eau : 13° C.

Dans Manatuero, au milieu : thermomètre sec : 11°8 C ; thermomètre humide : 11°8 C ; humidité : 100 % ; température de l'eau : 10°8 C. Notons qu'il pleuvait dehors.

Briet trouva le 6 octobre 1910, tout au fond, dans le couloir transversal jonction des deux galeries S. N. : air : 15° C ; eau : 12°8 C. Ces températures correspondent bien avec celles que nous trouvâmes dans Malapreciata et indiquent, comme les incrustations nombreuses qu'on y observe, que le couloir transversal est à rattacher comme régime à la galerie non fonctionnelle.

Nous avons vu dans les deux galeries quelques Chauves-Souris et de rares crottes éparses, mais pas de débris ligneux. Dans Malapreciata quelques Aranéides et d'autres animaux très rares, mais pas de Némocères. Dans Manatuero, malgré l'humidité beaucoup plus forte, nous ne trouvâmes qu'une seule Araignée ; par contre les Lycoriides (Diptères Némocères) étaient nombreuses.

Jeannel et Racovitza.

336. Forau de la Drolica.

Située au lieu dit Amanur, près du sommet d'une colline, à l'ouest du village, territoire et termino municipal de Sarsa de Surta, partido de Boltaña, provincia de Huesca, Espagne.

— *Altitude :* 1190 m. env. — *Roche :* Conglomérats éocènes. — *Date :* 26 juin 1911.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Trichoptères, Thysanoures, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Acariens, Ixodes, Oligochètes, Champignons. — *Numéro :* **458**.

On doit la première description de cette grotte intéressante à Briet (**1908**, p. 20). Une dépression quadrilatère la signale ; on s'engage sur une pente descendante et passant sous un portail également quadrilatère, on pénètre dans un vestibule clair, de 15 m. env. de diamètre, à sol horizontal et à plafond voûté et stalagmité. On peut suivre ensuite deux galeries.

La galerie supérieure, continuation en ligne droite du vestibule, à 60 m. env. de longueur, 8 m. env. de large, 2 à 4 m. de haut ; son plancher est ascendant et elle se termine à un beau massif stalagmitique dans lequel sont ménagés deux courts boyaux entièrement incrustés. Le sol est argileux ou stalagmités ; les parois et le plafond sont peu stalagmités. Les suintements sont abondants et forment de nombreuses petites flaques aquifères ; beaucoup de bornes stalagmitiques ruissellent. Pas de courant d'air.

La galerie inférieure s'ouvre à gauche, dans une chapelle, comme un aven, mais présente une pente d'éboulis praticable qui permet de parcourir encore 60 m. env. dans une galerie unique ascendante, se terminant par des bouchons argileux situés dans un massif stalagmitique très pittoresque ; sont surtout à mentionner à ce point de vue un vaste baldaquin et de puissants piliers. Les suintements sont peu abondants, le sol est à peine humide et les incrustations en grande partie desséchées. L'agitation de l'air est nulle.

Galerie inférieure, au fond : thermomètre sec : 7°5 C ; thermomètre humide : 7° C ; baromètre : 664.6 mm. ; humidité : 92,5 % (sans corr. de press.).

Galerie inférieure, au fond : température de l'air : 9° C ; de l'eau : 8°4 C.

Les crottes éparses de Chauves-Souris, les nombreux débris végétaux et l'humidité considérable ont attiré une faune très riche dans la galerie supérieure et cela dès que la lumière du jour qui pénètre fort loin, cède la place à l'obscurité. Les substances alimentaires sont plus rares dans la galerie inférieure qui est d'ailleurs plus sèche, et la faune composée des mêmes animaux est beaucoup plus pauvre en individus.

Sur le bois en décomposition se tiennent les Glomérides ; ces Myriapodes s'en nourrissent et le résultat de leur activité alimentaire se traduit par des amas de crottes minuscules et régulières. Des Oligochètes partagent leur goût pour le bois pourri ; on les trouve sous l'écorce des rameaux de buis, ou sous les débris ligneux gisant à même la roche. Les Polydesmes recherchent également le bois, tandis que les Typhloblaniules préfèrent errer sur les Stalagmites où les Araignées pâles tissent des toiles lâches. Un Coléoptère Silphide, *Speonomus Bolivari Luciani* Jeann. est très commun dans la galerie supérieure où il affectionne les amas de branchages détrempés. Mais les Némocères (Lycoriides) sont rares partout.

Cueva de Ejea à la sortie vers Campó du village du même nom, termino municipal de Serrate, partido de Boltaña, citée par Puig y Larraz (**1896**, p. 165). C'est une baume claire et vaste sans intérêt.

Grottes de Sarsa de Surta. Beaucoup d'orifices de cavernes sont visibles dans les montagnes des environs de ce village. On nous a assuré que tous ouvrent des baumes claires. La seule grotte profonde de la région est le Forau de la Drolica.

Jeannel et Racovitza.

337. Cueva del paco de Naya.

Située au lieu-dit «Paco de Naya», près du bord du Barranco de San Martin ou de Naya, rive droite, territoire de Pedruel, termino municipal de Rodellar, partido et provincia de Huesca,

Espagne. — *Altitude :* 770 m. env. — *Roche :* Calcaires lutétiens. — *Date :* 28 juin 1911.

Matériaux : Diptères, Trichoptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Isopodes. — *Numéro :* **459**.

Il faut suivre pendant une heure le chemin de Pedruel à Morrano pour arriver à cette grotte difficile à trouver, car l'entrée est petite et cachée dans les buissons. Elle ne porte pas de nom spécial dans le pays, mais tous les habitants de Pedruel la connaissent.

Elle s'ouvre comme un puits de 2 à 3 m. de profondeur, au ras du sol ; un cône d'éboulis permet d'atteindre un court boyau ; puis, par un trou d'homme, un couloir descendant qui s'abouche avec un autre couloir remontant à gauche et descendant à droite. La longueur totale atteint 25 m. env. A partir du trou d'homme toute la grotte est incrustée. Mais les suintements sont très rares et les parois à peine humides. Le sol est en général incrusté, avec rares places argileuses. L'agitation de l'air est nulle.

Température de l'air au fond : 13° C.

Quelques crottes de Chauves-Souris et quelques débris ligneux par terre. Les Trichoptères sont très nombreux, ainsi que les Lycoriides (Diptères).

Grottes du Barranco de Mascun. La moitié nord de ce beau Barranco si bien décrit par Briet (**1905**), est creusée dans des bancs redressés, aussi ce ne sont qu'aiguilles, pilones, flèches et clochetons. La moitié sud traverse des bancs subhorizontaux souvent légèrement voûtés ; il en est résulté des ponts, des arcs, des baumes. Mais c'est vainement qu'on cherche des grottes profondes. Briet n'en a pas signalé et les gens du pays n'en connaissent point. Les « Cuevas » dont on parle dans le pays sont des abris sous roches ou des baumes sans intérêt.

Cueva de las Bachellas, de Rodellar, partido de Boltaña,

que cite Puig y Larraz (1896, p. 163), est une baume gigantesque.

Jeannel et Racovitza.

338. El Solencio de Morrano.

Située au bas de la descente du col de Pedruel, territoire et termino de Morrano, partido et provincia de Huesca, Espagne. — *Altitude :* 580 m. env. — *Roche :* Calcaires lutétiens. — *Date :* 28 juin 1911.

Matériaux : Aranéides, Isopodes, Oligochètes. — *Numéro :* **460**.

Un court et bas boyau assez clair jusqu'au fond, conduit à une nappe d'eau siphonante et peu profonde. La longueur totale ne dépasse pas 10 m. Le sol est couvert de pierres et l'eau repose sur de la vase fine.

Il paraît qu'après les orages, l'eau déborde par l'orifice et coule en petite quantité et pendant peu de temps dans l'insignifiant thalweg qui précède la grotte.

Les gens du pays désigne cette grotte sous le nom de « El Solencio » ; le même nom est donné à une excurgeance intermittente qu'on trouvera décrite plus loin ; il semble donc que ce vocable, que les dictionnaires ignorent, est l'expression locale qui désigne les grottes qui vomissent de l'eau.

Nous avons recueilli des Araignées qui couraient nombreuses entre les pierres et, dans l'eau, une espèce de l'intéressant *Stenasellus*, Isopode qui n'a été encore trouvé qu'à Padirac (Lot, France).

Jeannel et Racovitza.

339. Cueva de Chaves.

Située sur la rive droite du Barranco du rio Forniga, sur le territoire de Bastaras, termino municipal de Panzano, partido et provincia de Huesca, Espagne. — *Altitude :* 653 m. (Briet).

— *Roche :* Conglomérats éocènes. — *Date :* 29 juin 1911.
Matériaux : Diptères, Thysanoures, Myriapodes, Aranéides, Isopodes. — *Numéro :* **461**.

Cette grotte bien connue est décrite dans Puig y Larraz (**1896**, p. 165) et Briet (**1909**, p. 253). Une voûte de 50 m. de large sur 8 m. de hauteur, a infiltrations bitumineuses, donne accès à une avenue claire, de 70 m. env. de longueur, jusqu'à un carrefour où s'abouchent des galeries obscures.

A droite, deux culs-de-sac courts et une galerie de 80 m. env. de longueur à plafond de plus en plus bas. Le sol est argileux, les incrustations et les suintements rares.

A gauche est une galerie fortement descendante, de 30 m. env. de longueur, très incrustée, avec suintements abondants et quelques petites flaques d'eau sur le sol argileux ou incrusté.

Dans les couloirs obscurs, l'atmosphère est calme.

Galerie supérieure (de droite) au fond : thermomètre sec : 11°5 C; thermomètre humide : 11°2 ; baromètre : 713. 7 mm. ; humidité : 96,2 % (sans corr. de press.).

Galerie inférieure (de gauche) au fond : température de l'air : 11° C.

Pas de Chauves-Souris, mais des crottes éparses dans toute la grotte ; débris ligneux abondants. Les conditions d'existence paraissent favorables, pourtant les animaux sont très rares.

Jeannel et Racovitza.

340. El Solencio de Bastaras.

Située sur la rive gauche du Barranco du rio Forniga, sur le territoire de Bastaras, termino municipal de Panzano, partido et provincia de Huesca, Espagne. — *Altitude :* 683 m. env. — *Roche :* Conglomérats éocènes. — *Date :* 29 juin 1910.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Thysanoures, Myriapodes, Aranéides, Oligochètes. — *Numéro :* **462**.

Cette grotte est le lit d'une source vauclusienne, actuellement fonctionnant par intermittence. Puig y Larraz (1896, p. 166) la cite d'après Mallada et Briet (1909, p. 254) la décrit en détail.

Un thalweg s'abouche à angle droit avec le lit du rio Forniga. On le remonte pour arriver à un entonnoir limité par une petite falaise évidée et, du côté du thalweg, par une pente raide de graviers roulés, arrachés aux bancs de Conglomérat dans laquelle est creusée la grotte. Au fond de l'entonnoir est un orifice, large de 6 m. env. mais très bas, par lequel on glisse sur la pente de graviers jusqu'à un couloir de 30 m. env. qui aboutit au fond d'un petit aven oblong de 16 m. de hauteur. On parcourt 25 m. env. a découvert et l'on pénètre, par un vaste orifice, dans la grotte, formée par une grande galerie encore claire, à sol argileux et horizontal, à parois nues. Il faut descendre ensuite une cheminée incrustée de 4 à 5 m. de profondeur pour atteindre une vaste nef irrégulière, flanquée d'arcades, au fond de laquelle est un gouffre plein d'eau au-delà duquel on voit la galerie se continuer. Un puits plein d'eau se creuse au bas de la paroi de gauche. Briet vit, en octobre 1908, le gouffre et le puits à sec.

La longueur totale de la grotte explorée atteint 200 m.

Si les pluies ne sont pas copieuses, la grotte se remplit ; on voit le fond de l'aven inondé, puis l'eau se retirer petit à petit. Mais si les orages sont violents, l'eau sort par l'évent, remplit l'entonnoir et s'écoule par le thalweg. Mais on ne se souvient pas d'avoir vu déborder l'aven. Il n'a pas dû en être toujours ainsi ; l'eau a dû passer par-dessus le bord, car on observe un vague thalweg dans la paroi qui surplombe l'évent. Probablement, les hauts chaudrons de la grotte furent creusés de ce temps-là.

Les parois de la grotte sont couvertes d'argile et les incrustations sont fort rares. Un très léger courant d'air se fait sentir de temps en temps.

Dans la grande nef : thermomètre sec : 13°3 C ; thermomètre

humide : 13°2 C; baromètre : 710.8 mm. ; humidité 99 % (sans corr. de press.) ; température de l'eau : 11° C.

La différence entre la température de l'air et de l'eau est trop forte pour être normale ; elle indique, comme d'ailleurs l'existence du courant d'air mentionné déjà, une communication, au fond, avec l'extérieur.

Quelques crottes de Chauves-Souris éparses et de très rares débris ligneux. Très peu d'animaux. Dans l'eau, nous n'avons rien trouvé ; nos pièges sont remontés vides.

Grottes de la Sierra de Guara. Sept « Cuevas » sont citées dans Puig y Larraz (**1896**, p. 166-167) des environs de Bastaras ; il y en a d'autres encore, toutes situées dans la Sierra de Guara et ses contreforts. Informations prises, ce ne sont en réalité que des abris sous roches, ou des baumes plus ou moins vastes. La suivante fait peut-être exception.

Cueva sans nom, près du sommet du pic San Cosme, découverte par des charbonniers ; elle a une grande entrée, un vestibule clair, au fond duquel est un trou non praticable, à travers lequel on voit cependant la grotte se continuer.

Cueva de la Reina Mora, près du village d'Alquézar, partido de Barbastro, citée par Puig y Larraz (**1896** p. 162) ne présente pas d'intérêt. C'est une caverne d'éboulis, peu profonde. Il n'existe d'ailleurs pas de grottes profondes dans ces parages.

Jeannel et Racovitza.

341. La Grallera de Estadilla.

Située dans la Sierra de la Carrodilla, au lieu-dit termino de la Grallera, à une heure et demie au nord d'Estadilla, termino municipal de Estadilla, partido de Tamarite-de-Litera, provincia de Huesca, Espagne. — *Altitude :* 870 m. env. — *Roche :* Calcaires crétaciques. — *Date* : 2 juillet 1911.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Collemboles, Myriapo-

des, Aranéides, Opilionides. Acariens, Oligochètes. — *Numéro :* 463.

La Grallera est un aven qui s'ouvre en plein causse sous la forme d'une longue crevasse vraisemblablement disposée suivant un joint de stratification. Elle présente environ 15 à 20 m. de longueur sur 1 à 2 m. de largeur ; elle est orientée sensiblement de l'est à l'ouest, sa partie la plus basse se trouvant à l'ouest. La configuration du causse aux environs montre d'ailleurs que la Grallera doit faire partie d'un système spéographique plus complexe ; à une vingtaine de mètres au nord se trouve en effet une seconde crevasse parallèle, mais colmatée ; un vallon sec descend en pente raide au-dessous de la Grallera et une forte source pérenne sort de terre au bas de ce vallon, sur sa rive gauche. Vraisemblablement, ce sont les eaux qui sortent par cette source qui ont creusé d'abord le vallon sec, puis la Grallera.

La sonde filée dans la Grallera à la partie la plus basse indique 20 m. de profondeur ; l'un de nous (Jeannel), entreprit alors la descente. Pour cela les échelles furent placées sur le bord gauche de la crevasse, à 2 m. env. au-dessus de la commissure inférieure et non dans l'angle même ; il est en effet facile de se rendre compte, lorsqu'on est dans l'aven, que cet angle est formé de blocs en surplomb, à peine maintenus par la terre végétale et qui risqueraient de s'effondrer si on faisait sur eux des manœuvres d'échelles.

La descente est facile, l'étroitesse de la fente permettant de s'adosser constamment à la paroi. A 10 m. cependant il existe un rétrécissement difficile à franchir et on prend pied à 20 m. de profondeur sur un redan où la sonde s'était arrêtée. Mais le sol de l'aven est à 5 m. plus bas. On voit alors que tout le fond de l'aven est occupé par une longue pente d'éboulis, recouverte de débris végétaux, qui descend à 45° de l'extrémité orientale jusqu'à la partie occidentale, de sorte qu'il n'y aurait guère qu'une dizaine de mètres à descendre par

la commissure orientale pour atterrir au sommet de cette pente d'éboulis.

En bas et à gauche, la pente d'éboulis se continue dans une petite galerie qui descend encore en pente raide pendant 15 m. env. Le sol en est couvert de blocs instables, et les parois sont stalagmitées et humides. Cette petite galerie aboutit au bord d'un à-pic d'une quinzaine de m. au delà duquel la fente paraît se continuer. En somme, la profondeur explorée de cet aven se trouve être de 50 m. env. et il paraît se prolonger encore, en descendant toujours vers l'ouest.

Dans la petite galerie de 15 m. où la lumière du jour ne pénètre que faiblement, un certain nombre de Troglobies se tenaient sur les stalactites ; ce sont des Opilionides, des Myriapodes (*Lithobius*), des Aranéides, enfin des Coléoptères (*Speophilus Carrodillae* Jeann.).

Dans les débris végétaux qui recouvrent la pente d'éboulis du fond de la fente, le tamisage nous a donné un grand nombre de Troglophiles, parmi lesquels les plus abondants étaient des Acariens et des Coléoptères (Trichopterygides).

Jeannel et Racovitza.

342. Gruta de la Algareta.

Située à une demi-heure à l'est du village, territoire et termino municipal de Estadilla, partido de Tamarite de Litera, provincia de Huesca, Espagne. — *Altitude :* 520 m. env. — *Roche :* Conglomérats éocènes. — *Date :* 2 juillet 1911.

Matériaux : Cheiroptères, Coléoptères, Diptères, Pupipares, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Acariens, Isopodes. Parasites des Cheiroptères : Diptères sur Cheiroptères 464 *b*, *d*, *e*, *f*, *g* et *i ;* Pupipares sur Cheiroptères 464 *b*, *d*, *e*, *g* et *i ;* Pontes de ? sur Cheiroptères 464 *c*, *d*, *e*, *f* et *g ;* Acariens sur Cheiroptères 464, 464 *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g*, *h* et *i*. Parasites des Pupipares : Laboulbéniacés sur Pupipare 464 *d*. — *Numéro :* **464**.

Cette grotte, citée par Puig y Larraz (1896, p. 172), s'ouvre au milieu d'une garrigue par un portail quadrilatère au fond d'une dépression. Elle est formée par une vaste galerie descendante, de 70 m. env. de longueur, encombrée de formidables éboulis, claire presque jusqu'au fond et se terminant par un goufre de 5 à 6 m. de profondeur et de 15 m. env. de diamètre qui n'a pas été exploré.

La grotte est relativement sèche ; le sol est couvert de poussière argileuse à peine humide. Les suintements sont très rares, comme les incrustations. On ne sent pas de courant d'air.

Température de l'air au fond : 14°C.

La grotte est habitée par les Chauves-Souris et il y a des bancs de guano ; mais les Troglobies sont rares, car les autres conditions d'existence sont défavorables. Un Diptère de petite taille est très abondant sur le guano frais.

Les Chauves-Souris se tiennent de préférence en un endroit horizontal du plafond, vers le fond de la galerie. Etroitement serrées les unes contre les autres, elles occupent un espace régulièrement ovoïde dont le grand diamètre a 1,5 m. env. de diamètre. Ces Chauves-Souris appartiennent à deux espèces au moins, présentant une très grande différence de taille. Les petites se tiennent au centre et les grandes à la périphérie de l'air décrite. Nombreuses sont les femelles portant un nourrisson encore nu.

Cueva de la Tenalleta que cite Puig y Larraz (1896, p. 172) est une baume claire située dans la Sierra de la Carrodilla, sur le territoire d'Estadilla.

Jeannel et Racovitza.

343. Cova del Salaber.

Située dans la falaise nommée La Costa, près du village, territoire et termino municipal de Gabasa, partido de Bena-

barre, provincia de Huesca, Espagne. — *Altitude :* 770 m. env. — *Roche :* Calcaires crétaciques. — *Date :* 3 juillet 1911.

Matériaux : Copéognathes. — *Numéro :* **465**.

On accède à cette grotte par le haut de la falaise, en suivant des corniches difficiles où la corde est utile. On rencontre d'abord un couloir clair au fond duquel un trou d'homme livre passage dans deux salles, séparées par des cloisons de marmites. De la salle de droite, on poursuit par une nouvelle salle à parois creusées de chaudrons et marmites, et par un couloir bas et tortueux jusqu'à une fente de 1 à 2 m. de large. On a parcouru ainsi 30 m. env.

La fente mentionnée paraît n'avoir que 2 à 3 m. de profondeur ; en réalité, par un orifice à chaque extrémité, on peut lancer des pierres qui mettent très longtemps à atteindre le fond ; l'aven qui s'ouvre là pourrait bien avoir 100 m. de profondeur.

Aucun suintement dans la grotte ; le sol est couvert de poussière à peine humide. Des incrustations n'existent que dans les premières salles. Pas de courant d'air perceptible. Les débris ligneux qui jonchent le sol sont complètement secs.

Ces mauvaises conditions d'existence se rencontrent aussi dans les grottes citées plus bas ; elles caractérisent, sauf de très rares exceptions, toutes les grottes des sommets des falaises. Naturellement les Troglobies manquent complètement.

Il nous semble que Puig y Larraz (**1896**, p. 163) a cité cette grotte sous le nom de « Cueva de Gabasa ».

Dans la falaise « La Costa », nous avons visitées encore les grottes suivantes sans intérêt biospéologique.

Cova la Higuiera au sommet de la falaise. Entrée indiquée par un figuier ; accès difficile. Formée par un vestibule communiquant avec l'extérieur par six ouvertures et par un couloir qui se termine dans une chambre obscure. Tout à fait sèche.

Cova del Techo à 20 m. de la Cova del Salaber. Entrée petite,

couloir descendant s'ouvrant sur la falaise par une petite fente.

Cova del Tomas, baume claire au pied de la falaise.

Forat del Aire serait un aven très profond situé au sud de Gabasa, sur le pic de San Gili. Il « souffle » de l'air froid.

JEANNEL et RACOVITZA.

344. Avench Font y Sagué.

Situé près d'Ordal, termino municipal de Subirats, partido de Villafranca del Panades, provincia de Barcelona, Espagne. — *Altitude : ?* — *Roche :* Calcaires crétociques. — *Date :* 3 septembre 1911.

Matériaux : Coléoptères, Thysanoures. — *Numéro :* **466.**

Cet aven qui se trouve non loin des « Coves de Ordal » n'avait jamais été exploré et ne portait pas de nom spécial. Nous l'avons dédié au pionnier de la spéologie catalane Font y Sagué.

Sa profondeur est de 115 m.

Le Coléoptère Silphide (*Troglocharinus Ferreri* REIT) se rencontre sur les parois depuis 25 m. env. de profondeur ; mais il devient de plus en plus rare vers le fond.

Une description détaillée de l'Aven sera publiée autre part.

M. FAURA Y SANS.

345. Baume Granet.

(Deuxième citation, voir BIOSPEOLOGICA 11, p. 523).

Située à cinq minutes au sud du chef-lieu de la commune de Roquefort, canton de Bar, département des Alpes-Maritimes, France. — *Altitude :* 300 m. env. — *Roche :* Calcaire jurassique supérieur. — *Date :* 23 février 1911.

Matériaux reçus de M. R. de Borde : Coléoptères, Collemboles, Myriapodes. Isopodes. — *Numéro :* **467.**

346. Aven le Garagaï.

Situé dans le bois de Gourdon, près du chemin muletier qui conduit du Bar à Gourdon, commune et canton du Bar, dépar-

tement des Alpes-Maritimes, France. — *Altitude :* 660 m. env. — *Roche :* Dolomies jurassiques. — *Date :* 16 février 1911.

Matériaux reçus de M. R. de Borde : Myriapodes. — *Numéro :* **468**.

J. SAINTE-CLAIRE-DEVILLE (**1902**, p. 698) qui a été le premier à explorer la faune de cet aven, cite *Troglodromus Bucheti Carboneli* DEV. et *Trechus* (*Anophthalmus*) *Brujasi* DEV. (Coléoptères), *Ceratosoma Devillei* BRÖL. (Myriapode), *Trichoniscus roseus* (Isopode).

La détermination de l'Isopode ne doit être acceptée que sous réserve.

347. Baume Mayol.

Située à droite de la route de Saint Pons, commune d'Opio, canton du Bar, département des Alpes-Maritimes, France. — *Altitude :* 300 m. env. — *Roche :* Calcaires liasiques. — *Date :* 7 mars 1911.

Matériaux reçus de M. R. de Borde : Myriapodes, Aranéides, Chernètes, Isopodes. — *Numéro :* **469**.

Grotte citée par J. GAVET (**1901**), p. 207.

348. Grotte D du Baou des Blancs.

Située à la base de l'escarpement dit Baou des Blancs, commune et canton de Vence, département des Alpes-Maritimes, France. — *Altitude :* 550 m. env. — *Roche :* Calcaires secondaires. — *Date :* 26 février 1911.

Matériaux reçus de M. R. de Borde : Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Isopodes. — *Numéro :* **470**.

Grotte citée par J. GAVET (**1901**, p. 216) et par J. SAINTE-CLAIRE-DEVILLE (**1902**, p. 700). Ce dernier la nomme

grotte des Pénitents-Blancs et cite comme seul habitant connu le *Troglodromus Bucheti poenitens* DEV. (Coléoptère).

349. Baume obscure de Saint-Vallier.

Située à une demi-heure au sud-ouest de Saint-Vallier, commune et canton de Saint-Vallier, département des Alpes-Maritimes, France. — *Altitude :* 500 m. env. — *Roche :* Calcaires jurassiques. — *Date :* 24 avril 1911.

Matériaux reçus de M. R. de Borde : Myriapodes. — *Numéro :* **471**.

Cette grotte, qu'il ne faut pas confondre avec la Baume obscure des Valettes citée par J. GAVET (**1901**, p. 203) et par J. SAINTE-CLAIRE-DEVILLE (**1902**, p. 699), est formée par un simple couloir de 20 à 30 m. de longueur ; elle s'ouvre près du sentier qu'on suit pour aller de Saint-Vallier à la grotte des deux Goules.

350. Grotte des deux Goules.

Située près des gorges de la Siagne, à deux heures de Saint-Vallier, commune et canton de Saint-Vallier, département des Alpes-Maritimes, France. — *Altitude :* 500 m. env. — *Roche :* Calcaires jurassiques. — *Date :* 24 avril 1911.

Matériaux reçus de M. R. de Borde : Aranéides. — *Numéro :* **472**.

J. SAINTE-CLAIRE-DEVILLE (**1902**, p. 697) en cite les espèces suivantes : *Troglodromus Bucheti* DEV. (Coléoptère), *Ceratosoma Devillei* BRÖL. (Myriapode), *Nesticus cremita* E. SIMON (Aranéide).

351. Baoumo dou Cat.

(Seconde citation, voir BIOSPEOLOGICA XVI, p. 71.)

Situé à 2 km. au nord du village, commune de Daluis, canton de Guillaumes, département des Alpes-Maritimes, France.

— *Altitude :* 1000 m. env. — *Roche :* Calcaire jurassique supérieur. — *Date :* 27 février 1911.

Matériaux reçus de M. R. de Borde : Thysanoures, Aranéides, Chernètes, Isopodes. — *Numéro :* **473**.

352. Pertuis de Méailles.

Situé à vingt minutes du village, commune de Méailles, canton d'Annot, département des Basses-Alpes, France. — *Altitude :* 1050 m. — *Roche :* Calcaire éocène moyen. — *Date :* 28 février 1911.

Matériaux reçus de M. R. de Borde : Myriapodes, Aranéides. — *Numéro :* **474**.

P. de Peyerimhoff (**1906**, p. 218) a recueilli dans cette grotte : *Trechus* (*Anophthalmus*) *convexicollis* Peyer. (Coléoptère), *Polydesmus subinteger* Latzel et *Ceratosoma pectiniger palmatum* Bröl. (Myriapode), *Blothrus Peyerimhoffi* E. Simon (Chernète).

353. Trou du Bœuf.

Situé presque à l'extrémité du rocher du Brec, sur le plateau de Méailles, commune de Méailles, canton d'Annot, département des Basses-Alpes, France. — *Altitude :* 1548 m. — *Roche :* Calcaire éocène moyen. — *Date :* 28 février 1911.

Matériaux reçus de M. R. de Borde : Collemboles, Thysanoures, Myriapodes, Amphipodes. — *Numéro :* **475**.

Cette grotte est citée par P. de Peyerimhoff (**1906**, p. 216) sous le nom de grotte de Méailles. Les espèces qu'il y a recueillies sont : *Lepidocyrtus* sp. (Collembole), *Polydesmus subinteger* Latzel et *Ceratosoma Peyerimhoffi* Bröl. (Myria-

podes), *Blothrus Peyerimhoffi* E. Simon (Chernète), *Niphargus ciliatus* Chevr. (Amphipode).

354. Trou Madame.

Situé sur le plateau de Méailles, près des précédents, commune de Méailles, canton d'Annot, département des Basses-Alpes, France. — *Altitude :* 1050 m. env. — *Roche :* Calcaire éocène moyen. — *Date :* 28 février 1911.

Matériaux reçus de M. R. de Borde : Myriapodes. — *Numéro :* **476**.

355. Baume Roland.

Située sur le revers occidental du massif de Marseilleveyre, près de la Madrague, commune de Marseille, département des Bouches-du-Rhône, France. — *Altitude :* 100 m. env. — *Roche :* Calcaire secondaire. — *Date :* 14 avril 1911.

Matériaux reçus de M. Ch. Fagniez : Coléoptères, Diptères, Collemboles, Myriapodes, Aranéides, Isopodes. — *Numéro :* **477**.

356. Grotte de Baumefort.

Située sur le territoire de la commune de Saint-Alban, canton de Joyeuse, département de l'Ardèche, France. — *Altitude :* 300 m. env. — *Roche :* Calcaire secondaire. — *Date :* 1er août 1911.

Matériaux reçus de M. le capitaine Magdelaine : Coléoptères, Diptères, Myriapodes, Aranéides. — *Numéro :* **478**.

Cette grotte s'ouvre près du château de Baumefort, à 1500 m. à l'ouest de la rive gauche du Chassezac, affluent de l'Ardèche. Elle forme un long boyau de 450 m. env., à sol argileux, mais peu humide. (Renseignements fournis par M. le capitaine Magdelaine).

357. Aïn Oumach.

Située à 12 km. env. au sud-ouest de Biskra, commune de Biskra, territoire de Touggourt, Algérie. — *Altitude :* ? — *Roche :* Calcaires crétaciques. — *Date :* 4 septembre 1911.

Matériaux recueillis par M. Buxton : Isopodes, Amphipodes. — *Matériaux* recueillis par M. de Bergevin le 23 juin 1911 : Amphipodes. — *Numéro :* **479**.

Quatre sources très voisines jaillissent du talus calcaire pour former le ruisseau qui irrigue, à 12 km. plus au sud, l'oasis d'Oumach. L'une de ces sources est de beaucoup la plus forte ; elle forme, dès la sortie, des rapides, puis coule pendant 25 m. env. dans un lit à faible pente, se précipite ensuite en une cascade pour reformer un courant tranquille.

J'ai trouvé *Typhlocirolana fontis* (Gurney) (Isopode) en amont de la cascade ; je n'ai pu en capturer une seule en aval. J'attribue le fait à la présence de nombreux petits poissons dans cette dernière région. Par contre, comme ils ne peuvent remonter la cascade, les Crustacés sont à l'abri de leur mandibule dans la région amont.

Vivante, *T. fontis* est transparente, incolore avec une bande rouge médiane et longitudinale, qui correspond à l'intestin rempli de nourriture. Elle se tient sous les pierres immergées. Très nombreux sont les Amphipodes de couleur brune.

Gurney (**1908**, p. 684) trouva que la source avait une température de 27° C.

B. H. Buxton.

358. Aïn Mlili.

Située au sud-ouest d'Aïn Oumach, commune de Biskra, territoire de Touggourt, Algérie. — *Altitude :* ? — *Roche :* Calcaire crétacique. — *Date :* 9 septembre 1911.

Matériaux : Isopodes. — *Numéro :* **480**.

Le ruisseau qui irrigue l'oasis de Mlili est produit par quatre sources voisines qui jaillissent, à 15 km. au nord, dans un massif calcaire. Mais ici point de cascades comme à Aïn Oumache ; les poissons parviennent jusqu'à la source même. C'est à ce fait qu'on doit attribuer la rareté des *Typhlocirolana fontis* (GURNEY). Encore ne les trouve-t-on qu'aux environs immédiats des sources ; je n'ai pu en capturer un peu plus loin, dans le ruisseau.

En se dirigeant vers Tolga, on trouve encore 4 ou 5 sources jaillissant du calcaire ; dans aucune je n'ai trouvé de Typhlocirolane. Il est vrai que ces sources sont très voisines des oasis qu'elles irriguent ; le bétail s'y abreuve, les femmes y lavent le linge et les enfants s'y baignent.

J'ai vainement cherché les Typhlocirolanes dans la source de Chetma à l'est de Biskra, et le fait s'explique. Ici plus de calcaire, mais des alluvions et l'eau est non seulement très chaude mais légèrement sulfureuse.

B. H. BUXTON.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1903. ANGOT (A.). Instructions météorologiques, 4e Édition. (*Paris, Gauthier-Villars*, 163 p., 29 fig., 4 pl.)

1911. BEZZI (M.). Diptères (1re série) suivi d'un Appendice sur les Diptères recueillis par M. le Dr Absolon dans les Balkans. BIOSPEOLOGICA XXI. (*Arch. Zool. exp.* (5e série), tome VIII, p. 1-87, 23 fig.).

1905. BRIET (L.). Voyage au Barranco de Mascun. [*Bull. Pyrénéen. Pau*, Xe année, 51 p., fig.].

1908. BRIET (L.). Le bassin supérieur du rio Vero (Haut-Aragon, Espagne). (*Ann. Soc. historique et archéologique de Château-Thierry*, année 1907, 91 p., fig.].

1909. BRIET (L.). Les grottes de Bastaras (Haut-Aragon, Espagne). (*Spelunca. Paris*. t. VII, no 55, p. 249-269, 8 fig.).

1910. Briet (L.). Le barranco et les gargantas de Yeba. [*Bull. pyrénéen, Pau*, avril 1910, 16 p., 2 fig.].

1910 *a*. Briet (L.). Barrancos et Cuevas. [*Spelunca, Paris* t. VIII, nº 61, p. 95-157, 20 fig.].

1861. Companyo (L.). Histoire naturelle du département des Pyrénées-Orientales, t. I (*Pergignan, Alzine*, 32 + 447 p., pl.).

1898. Décombaz (O.). Les grottes de la vallée de la Bourne et du Vercors. [*Mém. Soc. de Spéléologie, Paris*, t. III, nº 13, p. 1-54, fig.].

1899. Décombaz (O.). Explorations souterraines, dans le Royans et le Vercors [*Mém. Soc. Spéléologie, Paris*, t. III, nº 22, p. 359-408, fig.].

1902. Décombaz (O.). Recherches spéléologiques dans le Vercors, 3e série, 1899-1900. [*Spelunca, Paris*, t. IV, nº 31, p. 365-384, fig.].

1906 Faura y Sans (M.). Excursió á les coves d'en Merla. (*Butll. de la Inst. Cat. d'Hist. nat., Barcelona*, vol. VI, nº 5).

1911. Faura y Sans (M.). Excursiones espeleológicas realizadas durante el año 1910 en la región catalana. [*Bol. Réal Soc. española. Hist. nat. Madrid*, p. 355-377].

1911 *a*. Faura y Sans (M.). La Espeleológia de Cataluña. [*Mem. Soc. española Hist. nat., Madrid*, t. VI, p. 425-591, pl. 20-36, 30 fig.].

1898 Font y Sagué (N.). Un descobriment espeleológich (Teoria de la Font d'Armena). [*Butlleti dcs Centre excurs. de Catalunya, Barcelona*, Any VIII, nº 45, p. 237-248, nº 46, p. 265-276, nº 47, p. 297-306].

1901. Gavet (J.). Essai sur la spéléologie des Alpes-Maritimes. (*Annales de la Société des Lettres, Sciences et Arts des Alpes-Maritimes*, XVII pp. 199-217, 9 planches).

1908. Gurney (R.). A new species of Cirolana from a fresh-water spring in the Algerian Sahara. [*Zool. Anz.* Bd. 32, p. 682-685, 5 fig.).

1907. Jeannel (R.) et Racovitza (E. G.). Enumération des grottes visitées, 1904-1906 (1re série). Biospeologica II. [*Arch. de Zool. exp.* (4), T. VI, p. 489-536].

1910. Jeannel (R.) et Racovitza (E.-G.). Enumération des grottes visitées, 1908-1909 (3e série). Biospeologica XVI. [*Arch. de Zool. exp.* (5), T. V, p. 67-185].

1911. Jeannel (R.). Revision des Bathysciinae. Morphologie, distribution géographique, systématique (*Arch. Zool. expér.*, série 5, t. VII, p. 1-641, pl. I-XXIV).

1880 Lucante (A.). Essai géographique sur les cavernes de la France et de l'étranger. France, région du Sud. (*Angers. Germain et*

Grassin, 76 p. Extrait du *Bull. Soc. Et. scient. Angers*, 1880).

1897. Martel (E.-A.). Sous Terre (neuvième campagne 1896) : Cueva del Drach, à Majorque ; Scialets du Vercors : Chouruns du Dévoluy. [*Ann. Club Alpin français*. Paris, 23e vol., p. 1-46, fig.].

1901. Martel (E.-A.). Treizième campagne souterraine (1900). [*La Géographie, Paris*, t. IV, p. 35-45, 2 fig.]

1905. Martel (E.-A.). La Spéléologie au XXe siècle. Revue et bibliographie des recherches souterraines de 1901 à 1905. [*Spelunca, Paris*, t. VI, 810 p., fig.].

1897. Mellier (E.). La grotte de la Luire (Vercors). [*Bull. Soc. Spéléologie, Paris*, t. III, no 12, p. 194-197).

1906. Peyerimhoft (P. de). Recherches sur la faune cavernicole des Basses-Alpes. [*Ann. Soc. entomol. France*, t. LXXV, p. 203-222, 1 c.].

1908. Prinz (W.). Les cristallisations des grottes de Belgique. (*Nouveaux Mém. Soc. belge de Géol., de Paléont. et d'Hydrol. Bruxelles*, Série in-4o, 1908, 90 p., 143 fig.).

1896. Puig y Larraz (G.). Cavernas y Simas de España. (*Bol. de la Comission del Mapa geologico de España*, tomo XXI, pp. 1-392.)

1881. Rivière (E.). La grotte d'Albarea. (*C. R. Ass. française Av. Science*, T. IX, p. 628-634, pl. VI).

1902. Sainte-Claire-Deville (J.). Exploration entomologique des grottes des Alpes-Maritimes). (*Ann. Soc. ent. de France*, tome LXXI, pp. 695-709, 1 c.)

1898. Viré (A.). Les Pyrénées souterraines (1re campagne 1897). [*Mém. Soc. Spéléologie, Paris*, t. III, no 14 p. 59-96, fig.].

INDEX ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES

5e SÉRIE. TOME IX

Alexeieff (A.). Notes sur les *Herpetomonadidae* (= *Trypanosomidae*, Doflein), N. et R., p. XXIX.

Annélides polychètes (Homéotypie et Hétérotypie chez les —) (voir DEHORNE), p. 1.

ARAGO (Bibliothèque du Laboratoire —), N. et R., p. XV, XXXIX et LXII.

Araignées (Observations sur l'accouplement des —) (voir BERLAND), N. et R., p. XLVII.

Araneae (Troisième série). Biospeologica XXIII (voir SIMON), p. 177.

Berland (L.). Observations sur l'accouplement des Araignées, N. et R., p. XLVII.

BIBLIOTHÈQUE du laboratoire Arago. Mémoires et volumes isolés.

Lettre W (suite). — N. et R., p. XV, XXXIX et LXII.

Lettre Y. — N. et R., p. LXIII.

Lettre Z. — N. et R., p. LXIII.

Billard (A.). Note sur le *Plumularia catharina* Johnst., N. et R., p. LIX.

Biospeologica.

XXIII. — *Araneae* et *Opiliones* (Troisième série) (voir SIMON), p. 177.

XXIV. — Enumération des grottes visitées. 1909-1911 (Quatrième série) (voir JEANNEL et RACOVITZA), p. 501.

Caridine (Grégarine de la —) (voir MERCIER), N. et R., p. XLI.

Cephaloidophora (Nécessité de retirer la Grégarine de la Caridine (— *Cuenoti* Mercier) du genre —) (voir MERCIER, N. et.R., p. XLI.

Coccidie monosporées du genre *Pfeifferinella* (La reproduction sexuée chez les —) (voir LÉGER et HOLLANDE), N. et R., p. I.

Dehorne (A.). Recherches sur la division de la cellule. — Homéotypie et Hétérotypie chez les Annélides polychètes et les Trématodes, p. 1.

Duboscq (O.). Sur les Peltogastrides des côtes de France : *Peltogaster* (*Chlorogaster*) *Pruvoti* n. sp., *P.* (*Chl.*) *Delagei* n. sp., *Septosaccus Cuenoti* n. g., n. sp., N. et R., p. IX.

France (Observations sur les Sépioles des côtes de —) (voir LEVY), N. et R., p. LIV.

Grégarine de la Caridine (Nécessité de retirer la — du genre *Cephaloidophora*) (voir MERCIER), N. et R., p. XLI.

Grottes visitées, 1909-1911 (4e série) (Enumération des —) — Biospeologica XXIV) (voir JEANNEL et RACOVITZA), p. 501.

Herpetomonadidae (Notes sur les —) (voir ALEXEIEFF), N. et.R., p. XXIX.

Hétérotypie chez les Annélides polychètes et les Trématodes (voir DEHORNE), p. 1.

Hollande (A. Ch.). — Voir LÉGER et HOLLANDE, N. et R., p. I.

Homéotypie chez les Annélides polychètes et les Trématodes (voir DEHORNE), p. 1.

Homochromie et parasitisme (voir RABAUD), N. et R., p. XVII.

Jeannel (R.) et RACOVITZA (E.-G.). Enumération des grottes visitées, 1909-1911 (4e série). Biospeologica XXIV, p. 501.

Juillet (A.). Recherches anatomiques, embryologiques, histologiques et comparatives sur le poumon des Oiseaux, p. 207.

Léger (L.) et HOLLANDE (A.-CH.). La reproduction sexuée chez les Coccidies monosporées du genre *Pfeifferinella* (Note préliminaire), N. et R., p. I.

Levy (F.). Observation sur les Sépioles des côtes de France, N et R., p. LIV.

Mercier (L.). Nécessité de retirer la Grégarine de la Caridine (*Cephaloidophora Cuenoti* Mercier) du genre *Cephaloidophora*, N. et R., p. XLI.

Metalnikow (S.). Contribution à l'étude de la digestion intracellulaire chez les Protozoaires, p. 373.

Oiseaux (Recherches anatomiques, embryologiques, histologiques et comparatives sur le Poumon des —) (voir JUILLET), p. 207.

Opiliones (Troisième série) Biospelologica XXIII (voir SIMON), p. 177.

Parasitisme et homochromie (voir RABAUD), N. et R., p. XVII.

Peltogaster (*Chlorogaster*) *Pruvoti* n. sp. et *P.* (*Chl.*) *Delagei* n. sp. (voir DUBOSCQ), N. et R., p. IX.

Peltogastrides (Sur les — des côtes de France) (voir DUBOSCQ), N. et R., p. IX.

Pfeifferinella (La reproduction sexuée chez —) (LÉGER et HOLLANDE), N. et R., p. I.

Plumularia catharina Johnst. (Note sur le —) (voir BILLARD), N. et R., p. LIX.

Poumon des Oiseaux (Recherches anatomiques, embryologiques, histologiques et comparatives sur le —) (voir JUILLET), p. 207.

Protozoaires (Contribution à l'étude de la digestion intracellulaire chez les —) (voir METALNIKOW), p. 373.

Rabaud (E.) Parasitisme et Homochromie (Notes préliminaires), N. et R., p. XVII.

Racovitza (E.-G.) Voir JEANNEL et RACOVITZA, p. 501

Sépioles des côtes de France (Observations sur les —) (voir LEVY), N. et R., p. LIV.

Septosaccus Cuenoti n. g., n. sp. (voir DUBOSCQ), N. et R., p. IX.

Simon (E.). *Araneae* et *Opiliones* (Troisième série). Biospeologica XXIII, p. 177.

Trématodes (Homéotypie et Hétérotypie chez les —) (voir DEHORNE), p. 1.

Trypanosomidae Doflein 1911 (voir ALEXEIEFF), N. et R., p. XXIX.

paléogéographie. Ces premiers mémoires ont montré en outre que la faune cavernicole est un matériel extrêmement favorable pour l'étude des problèmes si obscurs encore de la biogéographie, et pour l'étude des questions non moins importantes se rattachant à la spéciation, à la ségrégation et à l'orthogénèse.

Il est donc certain que l'entreprise de MM. Jeannel et Racovitza offre un grand intérêt scientifique non seulement pour les Spéologistes mais pour tous les Biologistes s'intéressant aux questions générales.

Trois cent cinquante-huit grottes ont été explorées de 1904 à 1911; le matériel recueilli, trié par spécialistes, a fourni environ 2.400 tubes contenant les représentants de 41 groupes.

La collaboration des spécialistes suivants est assurée dès à présent :

Dr K. Absolon (Collemboles) ; Pr. Dr M. Bezzi (Diptères) ; H. W. Brölemann (Myriapodes) ; E. Chatton (Protistes parasites) ; Ed. Chevreux (Amphipodes); E. Ellingsen (Chernètes); Dr G. Enderlein (Copéognathes); H. de Gaule (Hyménoptères) ; Dr L. Germain (Mollusques) ; E. Graeter (Copépodes) ; Dr R. Jeannel (Coléoptères) ; Dr J. Lagarde (Champignons) ; Dr E. Massonat (Pupipares) ; Pr. E. Neumann (Ixodidés) ; P. de Peyerimhoff (Palpigrades) ; Pr. F. Picard (Laboulbéniacés) ; E.-G. Racovitza (Isopodes) ; Pr. H. Ribaut (Myriapodes) ; Pr. F. Silvestri (Thysanoures) ; E. Simon (Aranéides et Opilionides) ; Dr Ivar Trägårdh (Acariens).

Tous les mémoires définitifs sont publiés dans les « *Archives de Zoologie expérimentale* » sous le titre commun de **Biospeologica**. Vingt-quatre ont déjà paru et sont en vente à la Librairie Schulz. En voici l'énumération et les prix :

I. — E.-G. Racovitza. Essai sur les problèmes biospéologiques, 1907 (118 p.) .... 5 »

II. — R. Jeannel et E.-G. Racovitza. Enumération des Grottes visitées, 1904-1906 (1re série), 1907 (48 p.)... 2 »

III. — E. Simon. Araneæ, Chernetes et Opiliones (1re série), 1907 (18 p., 3 fig.) .... 1 »

IV. — E.-G. RACOVITZA. Isopodes terrestres (1re série). 1907 (82 p., 11 pl. doubles)........................ 20 »

V. — R. JEANNEL. Coléoptères (1re série), 1908 (60 p., 3 pl. doubles 8 50

VI. — R. JEANNEL et E.-G. RACOVITZA. Enumération des Grottes visitées, 1906-1907 (2e série), 1908 (88 p. 11 fig.).. 4 50

VII. — E. ELLINGSEN. Pseudoscorpiones (2e série), 1908 (6 p.) . 1 »

VIII. — P. de PEYERIMHOFF. Palpigradi (1re série), 1908 (6 p., 2 fig.).. 1 »

IX. — E.-G. RACOVITZA. Isopodes terrestres (2e série), 1908 (178 p., 17 fig., 20 pl. doubles)..................... 30 »

X. — R. JEANNEL. Coléoptères (2e série), 1909 (86 p., 8 pl. doubles)...................................... 18 »

R. JEANNEL. Index alphabétique et analytique des matières, des espèces, des noms géographiques et des auteurs pour les Nos I à X (BIOSPEOLOGICA, Tome I)........................ 9 »

XI. — G. ENDERLEIN. Copeognathen (1te Reihe), 1909 (7 p., 1 pl. double) .... 3 »

XII. — E CHEVREUX. Amphipodes (1re série), 1909 (16 p., 2 pl. simples.. 3 »

XIII. — E.-G. RACOVITZA. Sphéromiens (1re série) et revision des Monolistrini (Isopodes sphéromiens), 1910 (134 p., 10 fig., 14 pl. doubles)..................... 20 »

XIV. — R. JEANNEL. Essai d'une nouvelle classification des Silphides cavernicoles, 1910 (48 p., 23 fig.)............ 4 50

XV. — E. SIMON. Araneæ et Opiliones (2e série), 1910 (18 p.).. 1 50

XVI. — R. JEANNEL et E.-G. RACOVITZA. Enumération des Grottes visitées 1908-1909 (3e série), 1910 (119 p.)... 4 50

XVII. — H. W. BRÖLEMANN. Symphyles, Psélaphognathes, Polydesmoïdes et Lysiopétaloïdes (Myriapodes) (1re série) 1910 (42 p., 1 fig., 4 pl. doubles)............. 9 50

XVIII. — L. GERMAIN. Mollusques (1re série), 1911 (28 p., 2 pl. doubles) 4 50

XIX. — R. JEANNEL. Revision des Bathysciinæ (Coléoptères silphides). Morphologie, Distribution géographique, Systématique, 1911 (641 p., 70 fig., 24 pl. doubles).. 65 »

R. JEANNEL. Index alphabétique et analytique des matières, des espèces, des noms géographiques et des auteurs pour les Nos XI à XIX (BIOSPEOLOGICA, Tome II)........................ 9 »

XX. — M. BEZZI. Diptères (1re série) suivi d'un Appendice sur les Diptères cavernicoles recueillis par le Dr Absolon dans les Balkans, 1911 (87 p., 23 fig.) .... 6 »

XXI. — A. Bonnet. Description de Gamasides cavernicoles récoltés par A. Viré, 1911 (18 p., 3 pl., simples)....... 3 50

XXII. — I. Trägardh. Acari (1e séries), 1912 (102 p. 7 pl. doubles. 18 »

XXIII. — E. Simon. Araneæ et Opiliones (3e série), 1911 (30 p., 5 fig.).. 2 »

XXIV. — R. Jeannel et E.-G. Racovitza. Enumération des Grottes visitées, 1909-1911 (4e série), 1911 (168 p.)... 6 50

Pour paraître prochainement :

E.-G. Racovitza, Cirolanides (1re série).

R. Jeannel et E.-G. Racovitza. Etudes sur les conditions d'existence du Domaine souterrain. I. L'humidité dans les Grottes, d'après les observations psychrométriques.

Le premier mémoire contient un essai de systématisation des **problèmes biospéologiques** et en même temps un exposé critique des faits connus en 1907. Le désordre qui régnait dans les hypothèses et généralisations biospéologiques, et l'éparpillement des faits, rendait indispensable cette mise au point préliminaire, qui sert en même temps d'introduction et de programme à la série Biospeologica.

Les « **Enumérations des Grottes visitées** » contiennent une description succincte, mais précise, de toutes les grottes explorées avec leur situation géographique exacte. Sont notés surtout les caractères bionomiques qu'elles présentent, mais sont mentionnées aussi les particularités qui peuvent intéresser les autres branches de la Spéologie. De plus on y trouvera nombre de renseignements sur les Grottes inédites qui n'ont pu être explorées et de nombreuses observations bionomiques sur les cavernicoles et géophysiques sur les grottes.

Cette partie de la publication est destinée à devenir avec le temps un des recueils les plus précieux des phénomènes karstiques en général, et plus spécialement un répertoire de grottes, sans équivalent dans la littérature pour la précision des renseignements, répertoire où Spéologistes, Géophysiciens ou Biologistes pourront également se documenter.

Les autres mémoires sont consacrés à **l'étude biogéographique et systématique des Cavernicoles**. On y trouvera signalés ou décrits :

Coléoptères : 139 espèces et variétés dont 47 nouvelles ; 18 genres nouveaux, 1 nouveau sous-genre, 7 larves et la Revision des *Bathysciinæ* du Globe, contenant l'étude morphologique et biogéographique du groupe, la description de toutes les espèces connues (295), une classification nouvelle de cette sous-famille et une liste détaillée de toutes les Grottes (397) hébergeant des Silphides.

Diptères : 44 esp. dont 2 nouv. et 1 sous-esp. nouv., ainsi que le catalogue raisonné de tous les Diptères cavernicoles connus (122).

Copéognathes : 4 esp. ou var. dont 3 nouv. ; 1 gen. nouv.

Myriapodes (seulement les Symphyles, Psélaphognathes, Polydesmoïdes et Lysiopétoloïdes) : 24 esp., sous-esp. ou var. dont 8 nouvelles ; 1 gen. nouv. et une étude sur la biogéographie des groupes pyrénéens.

Aranéides : 57 esp. et sous-esp. dont 23 nouv. ; 1 gen. nouv.

Opilionides : 17 esp. ou sous-esp. dont 3 nouv.

Chernetes : 17 esp. ou var. dont 2 nouv.

Palpigrades : 1 nouv. esp.

Acariens (Bonnet) : 5 esp. et 1 var. nouv.

Acariens (Trägårdh) : 29 esp., sous-esp. et var. dont 7 nouv., 1 gen. nouv.

Isopodes : 52 esp. ou sous-esp. dont 31 nouv., 3 nouv. gen., 7 nouv. sous-gen. et la Revision des *Monolistrini* du Globe.

Amphipodes : 6 esp. dont 1 nouv. ; 1 nouv. gen.

Mollusques : 28 esp. ou var. dont 1 esp. nouvelle.

L'exposé qu'on vient de lire énumère ce qui a été fait ; reste à indiquer l'extension qu'on se propose de donner à la série Biospeologica.

On publiera de nombreuses revisions de groupes à représentants cavernicoles.

Quand le matériel des premières récoltes sera étudié, on publiera des monographies complètes de grottes tant au point de vue géophysique que biologique, et aussi des catalogues de grottes par régions naturelles avec leur faune et flore.

Les « Enumérations des Grottes visitées » seront pourvues de temps en temps d'un Index méthodique et il en sera fait de même pour les diverses séries de mémoires consacrées à la systématique d'un même groupe.

Des mémoires anatomiques, embryologiques ou physiologiques sur la structure, le développement ou le fonctionnement des organes intéressés par la vie dans le domaine souterrain seront également publiés et le côté expérimental des problèmes biospéologiques ne sera pas négligé.

Enfin la publication d'une bibliographie annuelle de la Biospéologie, avec le compte-rendu analytique et critique des mémoires intéressant cette science, est en voie d'organisation.

Cet ensemble de publications constituera avec le temps une véritable **Encyclopédie du Domaine souterrain** en général, et spécialement de sa **Biologie,** que les Spéologistes ne pourront se dispenser de consulter.

La Direction des « Archives » a donc pensé être utile aux intéressés en rassemblant par volumes les mémoires de la série Biospeologica qui paraissent isolément dans cette revue. Les volumes tirés, à un petit nombre d'exemplaires, auront 700 à 800 pages de texte et seront pourvus de plusieurs Index méthodiques (Index des matières, des espèces, des noms géographiques et des auteurs cités) et très complets qui faciliteront singulièrement les recherches de renseignements.

Le troisième volume, dont presque tout le contenu est déjà paru ou sous presse, paraîtra vers la fin de 1912.

On publiera de nombreuses revisions de groupes à représentants cavernicoles.

Quand le matériel des premières récoltes sera étudié, on publiera des monographies complètes de grottes tant au point de vue géophysique que biologique, et aussi des catalogues de grottes par régions naturelles avec leur faune et flore.

Les « Enumérations des Grottes visitées » seront pourvues de temps en temps d'un Index méthodique et il en sera fait de même pour les diverses séries de mémoires consacrées à la systématique d'un même groupe.

Des mémoires anatomiques, embryologiques ou physiologiques sur la structure, le développement ou le fonctionnement des organes intéressés par la vie dans le domaine souterrain seront également publiés et le côté expérimental des problèmes biospéologiques ne sera pas négligé.

Enfin la publication d'une bibliographie annuelle de la Biospéologie, avec le compte-rendu analytique et critique des mémoires intéressant cette science, est en voie d'organisation.

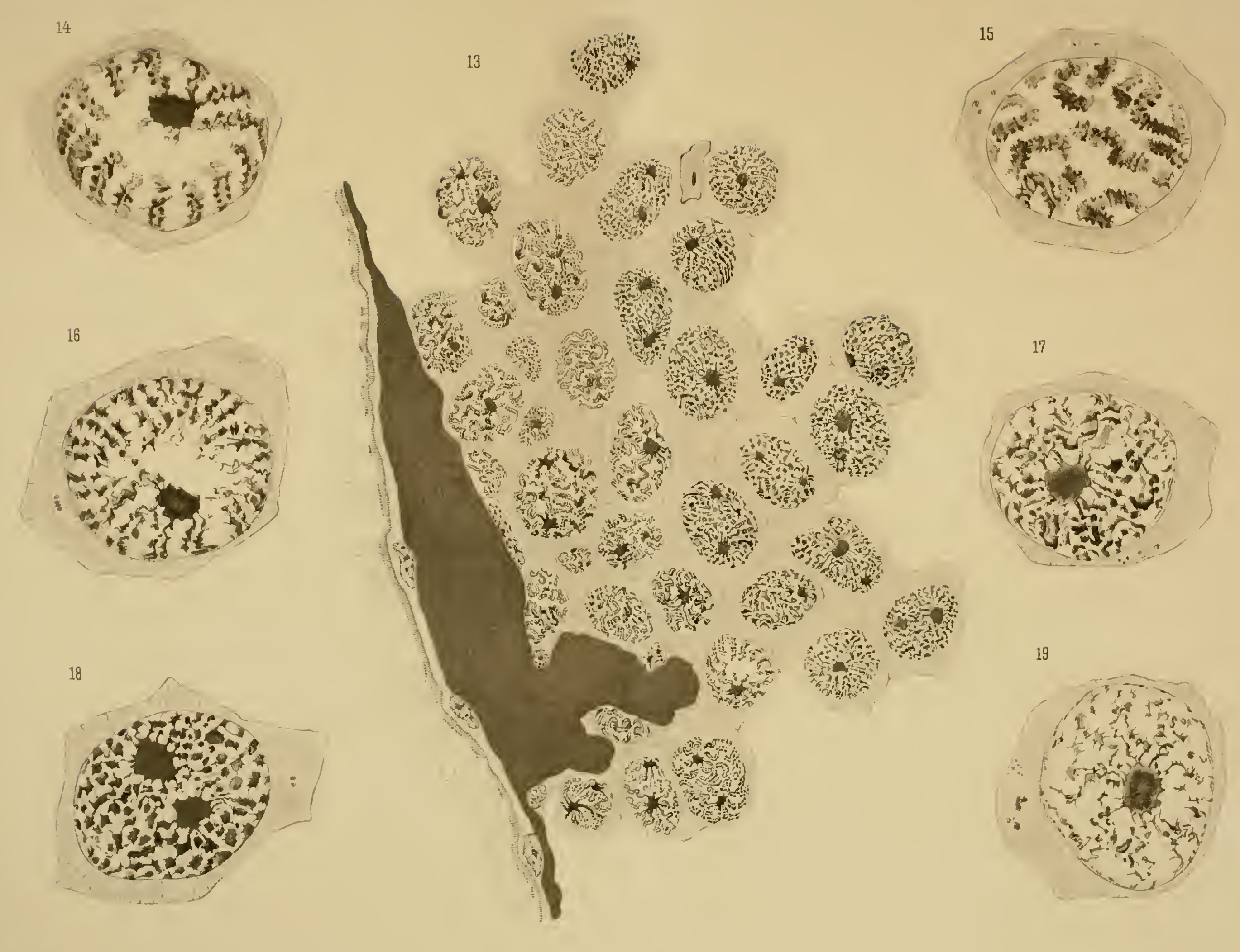
Cet ensemble de publications constituera avec le temps une véritable **Encyclopédie du Domaine souterrain** en général, et spécialement de sa **Biologie,** que les Spéologistes ne pourront se dispenser de consulter.

La Direction des « Archives » a donc pensé être utile aux intéressés en rassemblant par volumes les mémoires de la série BIOSPEOLOGICA qui paraissent isolément dans cette revue. Les volumes tirés, à un petit nombre d'exemplaires, auront 700 à 800 pages de texte et seront pourvus de plusieurs Index méthodiques (Index des matières, des espèces, des noms géographiques et des auteurs cités) et très complets qui faciliteront singulièrement les recherches de renseignements.

Le troisième volume, dont presque tout le contenu est déjà paru ou sous presse, paraîtra vers la fin de 1912.



MITOSE DANS L'EPIDERME DE SABELLARIA



SPERMATOGONIES DE SABELLARIA.



SPERMATOGONIES DE SABELLARIA



SPERMATOGÉNÈSE DE SABELLARIA



Dehorne del

Werner & Winter Francfort s M.

SPERMATOGÉNÈSE DE SABELLARIA ET DE LANICE.

81 82 83 84 85 86 87 88 89

91 92 93 94 95 96 90

97 98 99 100 101 102

103 104 105 106 107 108

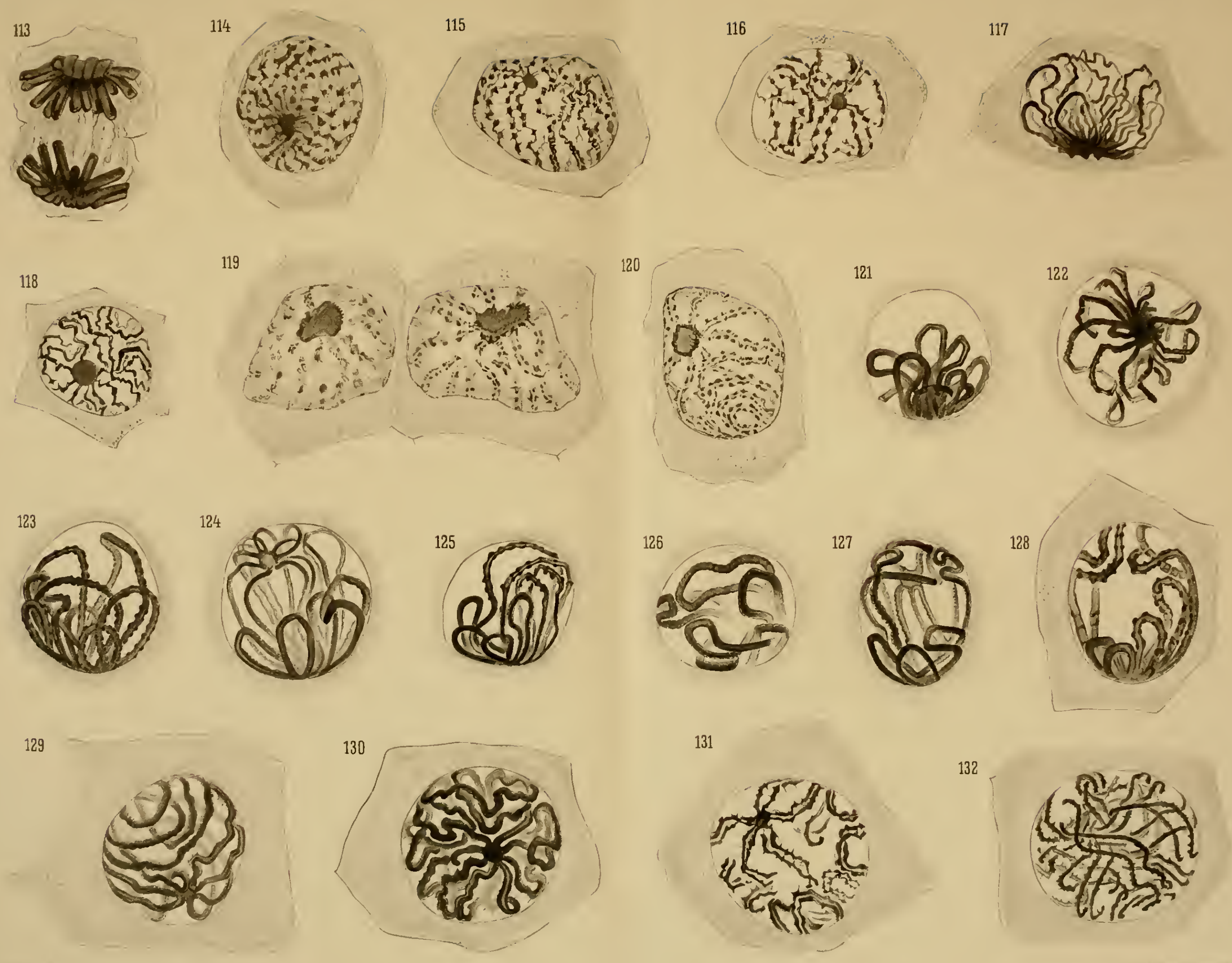
109 110 111 112

a b c

Dehorne del.

Werner & Winter, Frankfort a/M.

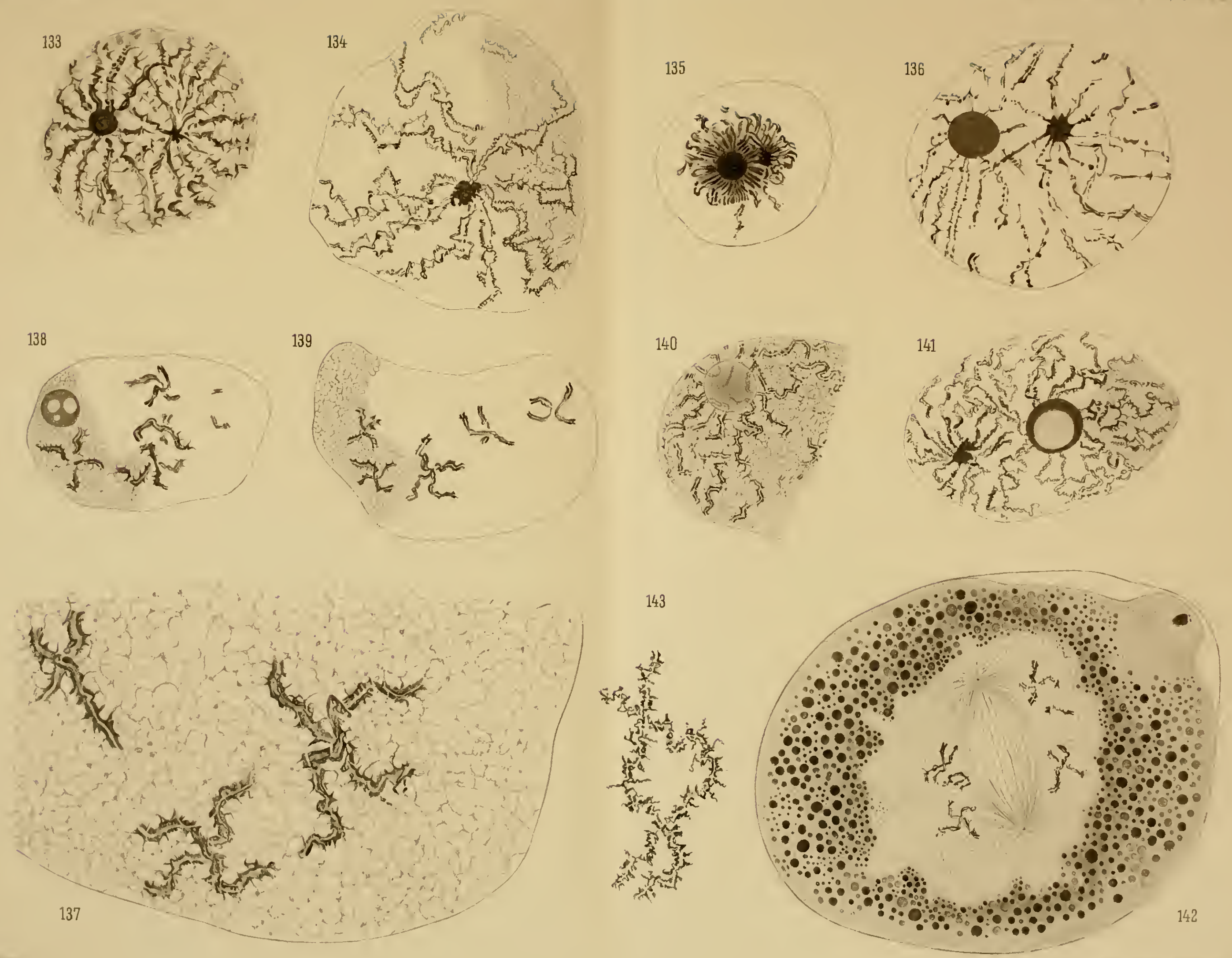
SPERMATOGÉNÈSE DE LANICE ET D'OPHRYOTROCHA



Deherne del.

Werner & Winter Fra… M.

OVOGENÈSE DE SABELLARIA



del.

OVOGÉNESE DE SABELLARIA

144

145

146

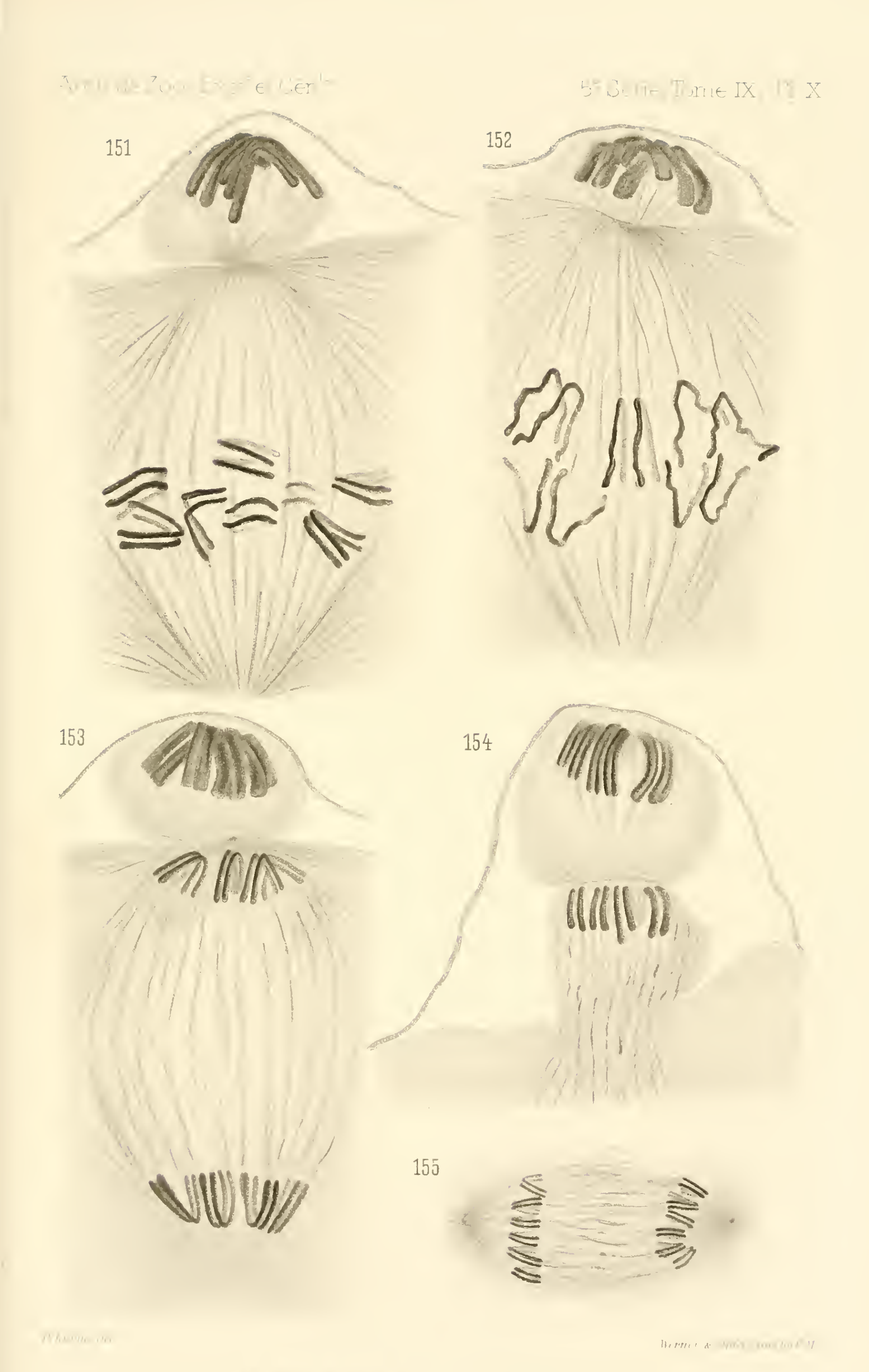
147

148

149

150

OVOGÉNÈSE DE SABELLARIA



Ovogenèse de Sabellaria



SPERMATOGÉNÈSE DE FASCIOLA



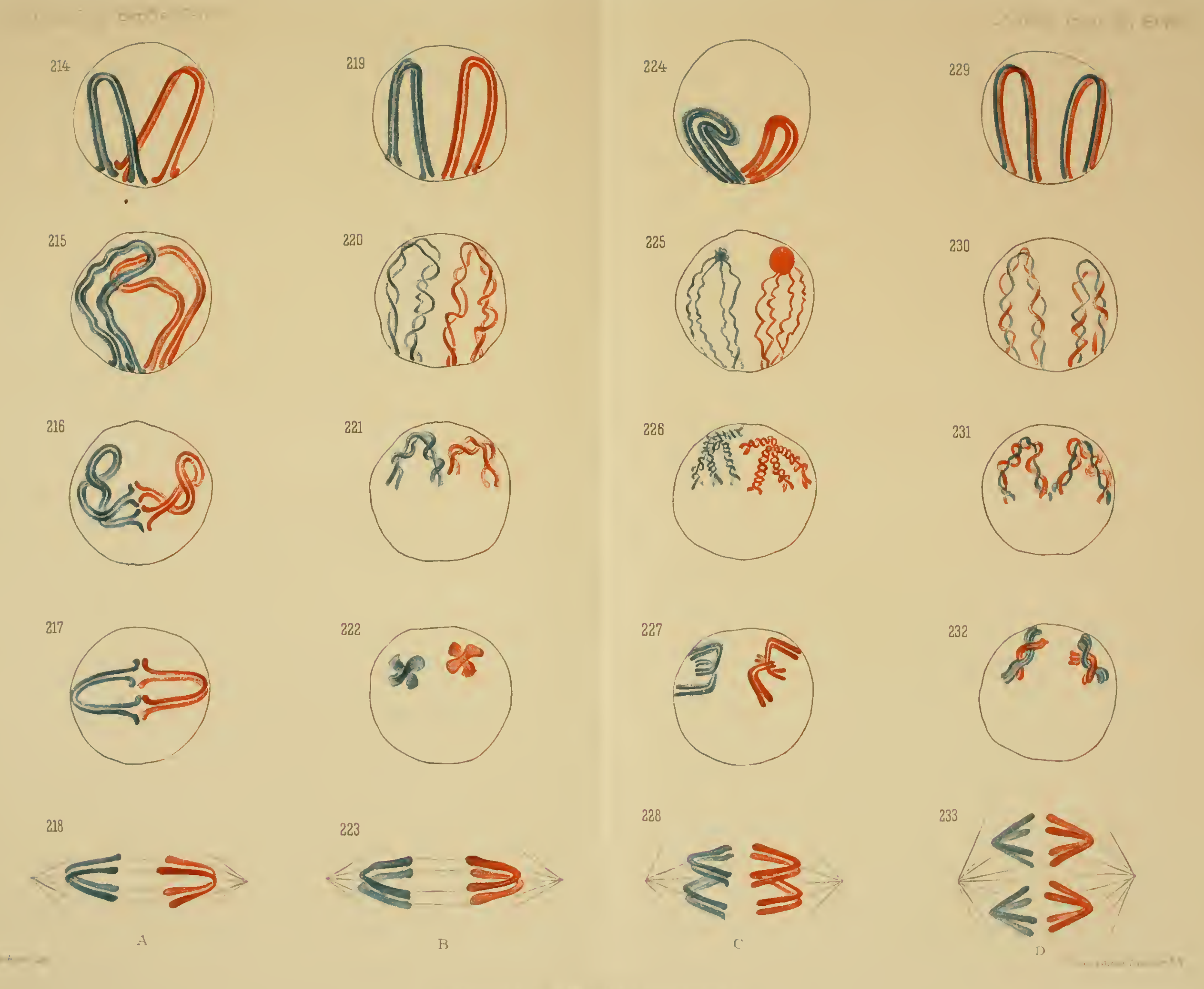
SPERMATOCYTES DE FASCIOLA

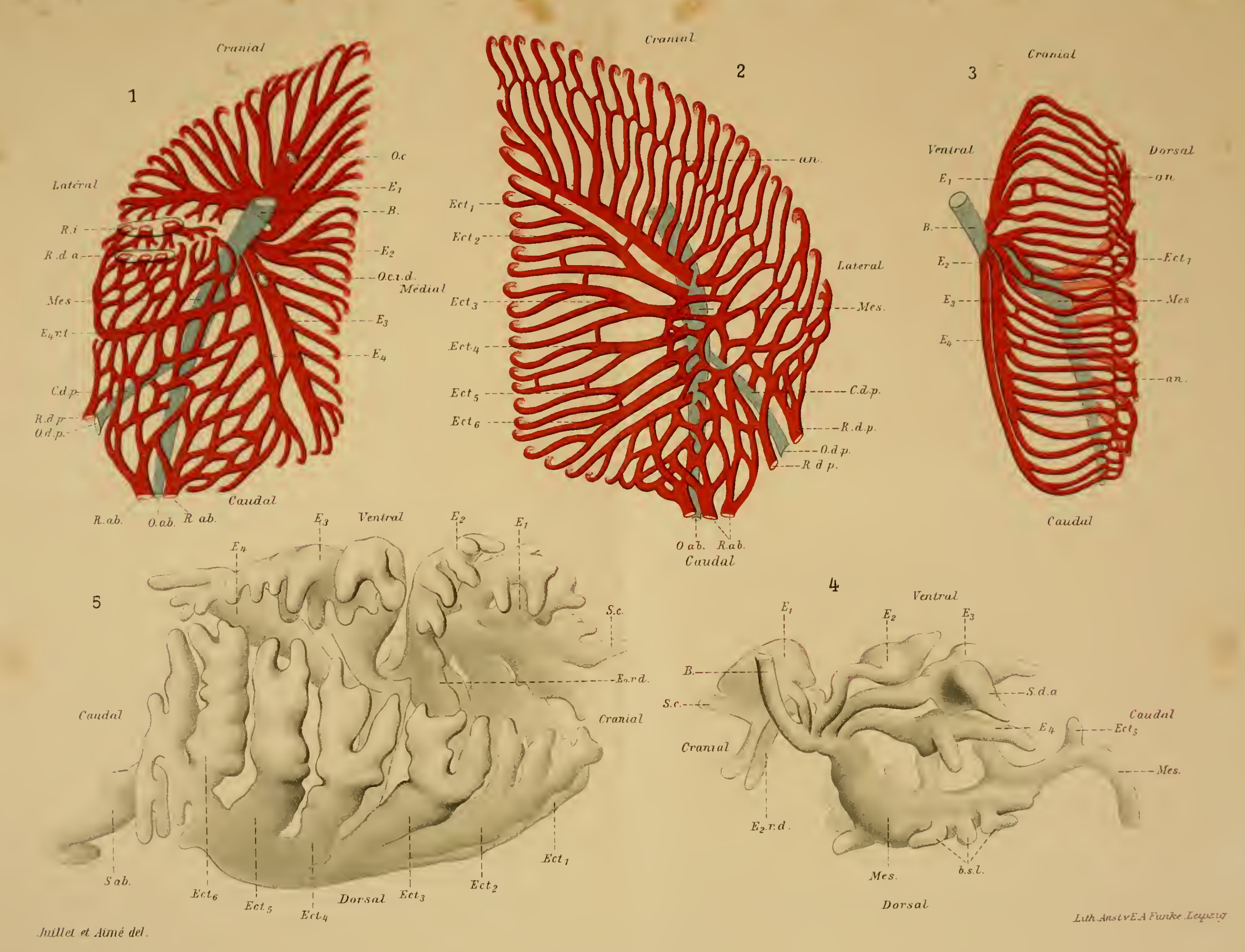


Deherm del.

Werner & Winter Frankfurt

OVOGÉNÈSE DE FASCIOLA

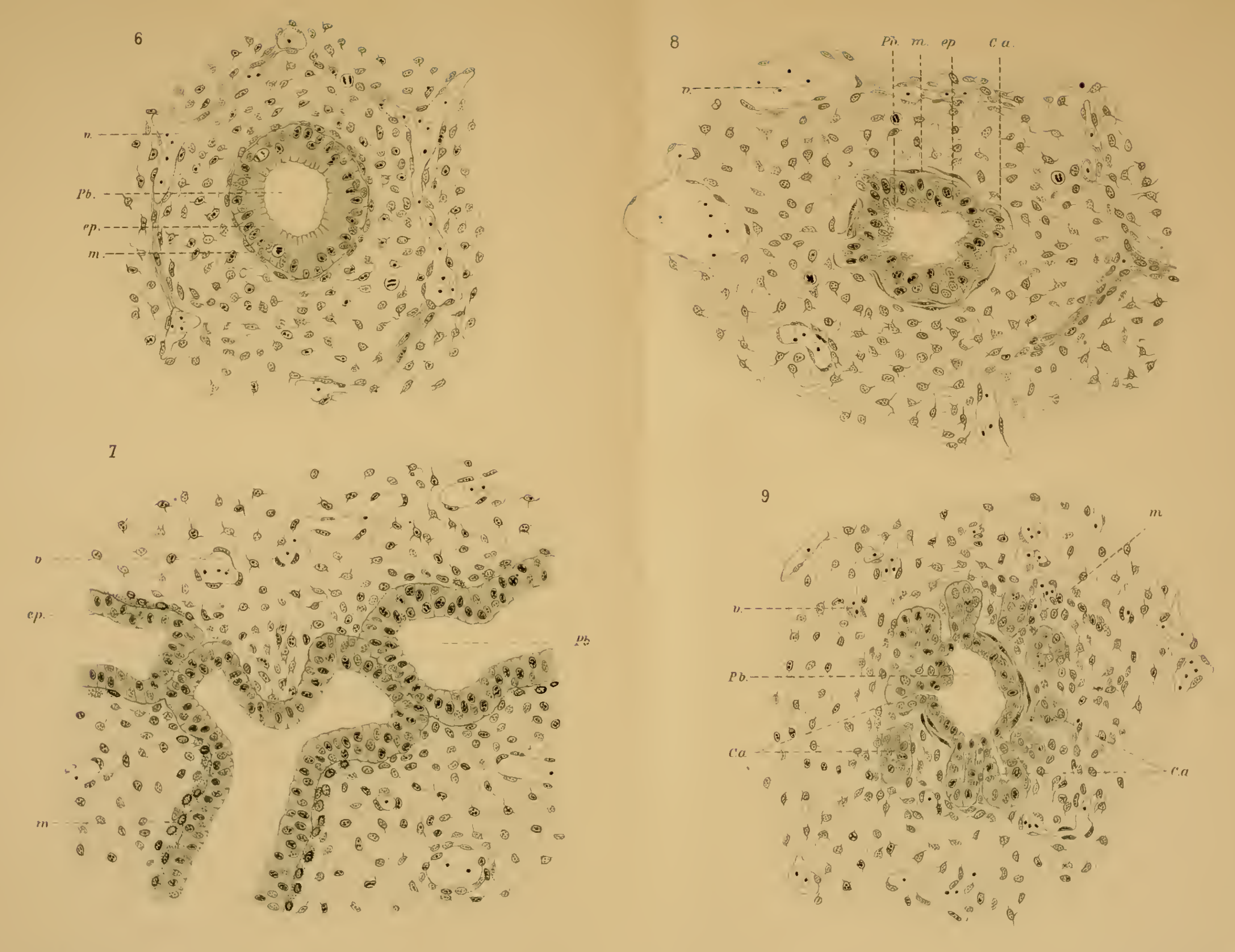

214
215
216
217
218
219
220
221
222
223
224
225
226
227
228
229
230
231
232
233
A
B
C
D



Juillet et Aimé del.

Lith Anst v E.A Funke Leipzig

POUMON DES OISEAUX.



Juillet et Aimé del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

POUMON DES OISEAUX

10

v.

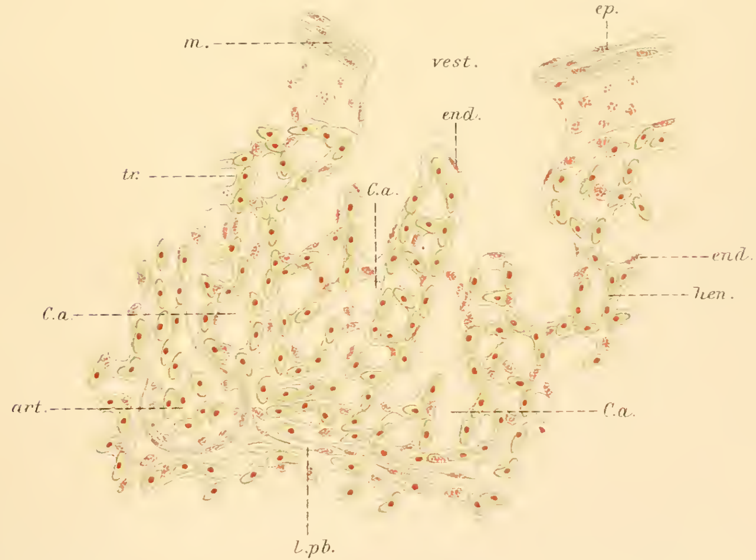
v.

vest.

m.

C.a.

11



Juillet et Aimé del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

POUMON DES OISEAUX.



Photographies.

Phototypie Berthaud, Paris.

POUMON DES OISEAUX



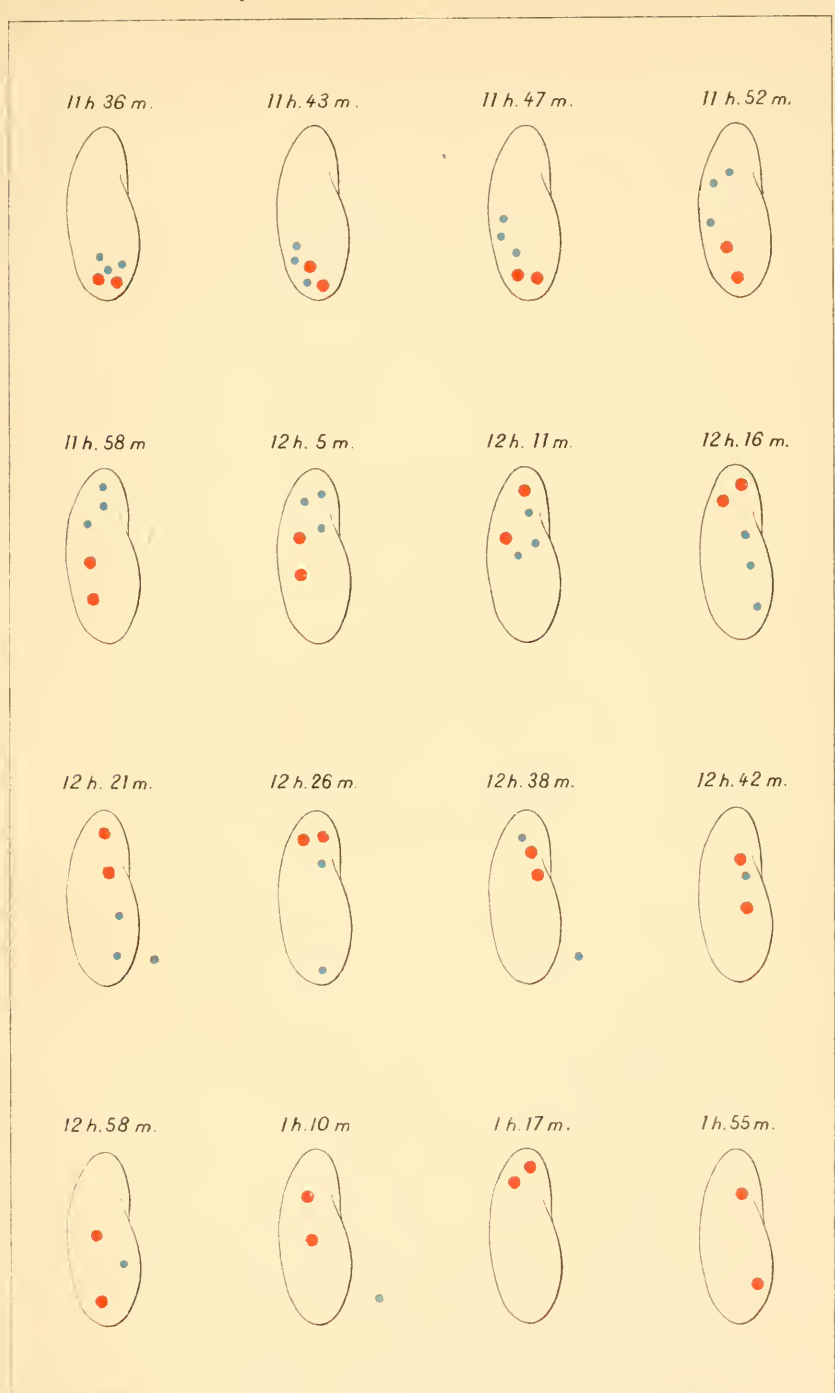
Photographies. Phototypie Berthaud, Paris

POUMON DES OISEAUX



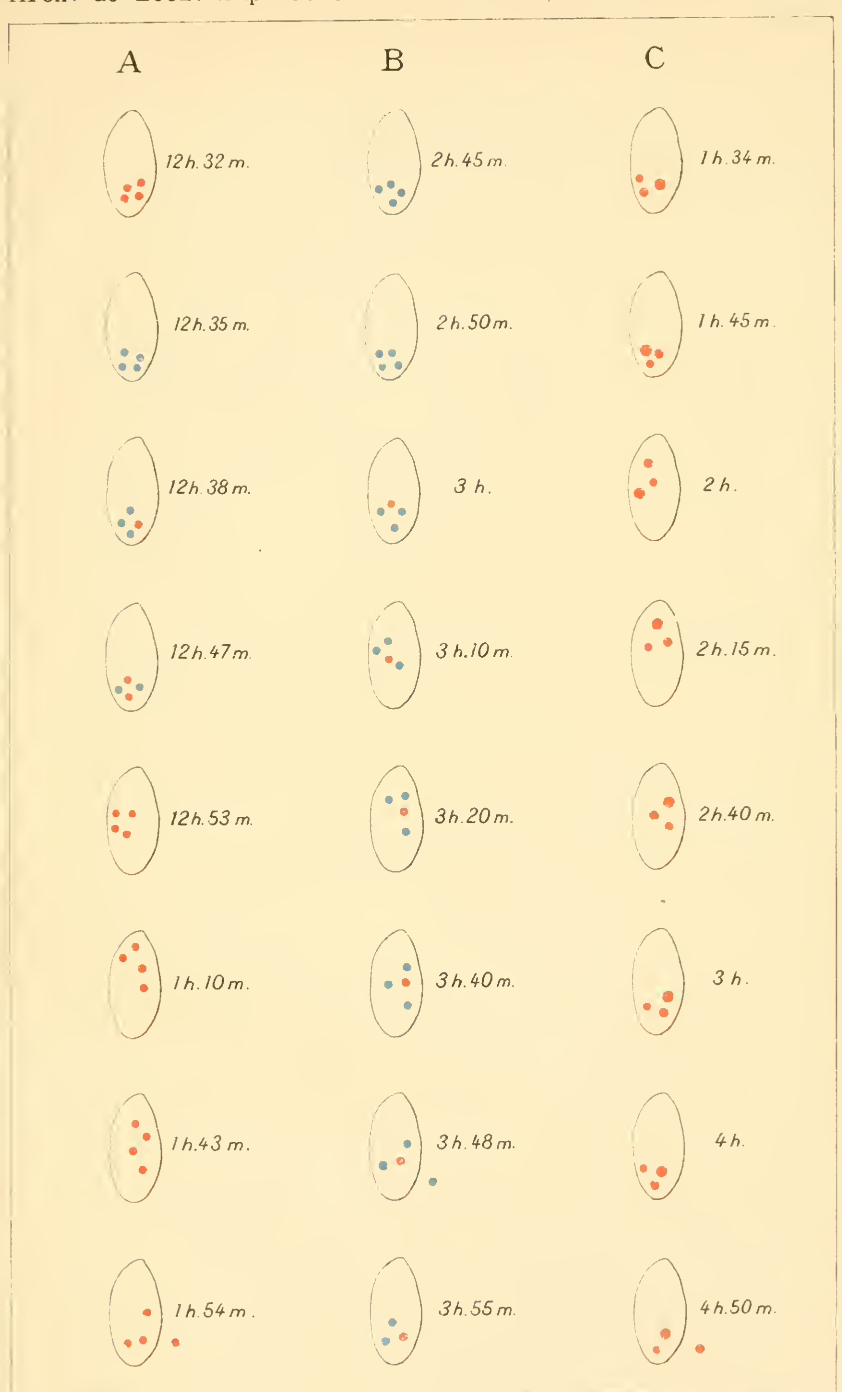
Photographie. Phototypie Berthaud, Paris.

POUMON DES OISEAUX



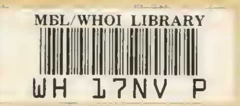
Eug. Morieu, imp.

Digestion chez les Protozoaires



Eug. Morieu, imp.

Digestion chez les Protozoaires


MBL/WHOI LIBRARY
WH 17NV P

